Für die Vollständigkeit und Richtigkeit der einzelnen Inhalte der Vorlesung 61-020 „Einführung in die Pflanzenphysiologie“ kann keine Gewähr übernommen werden.

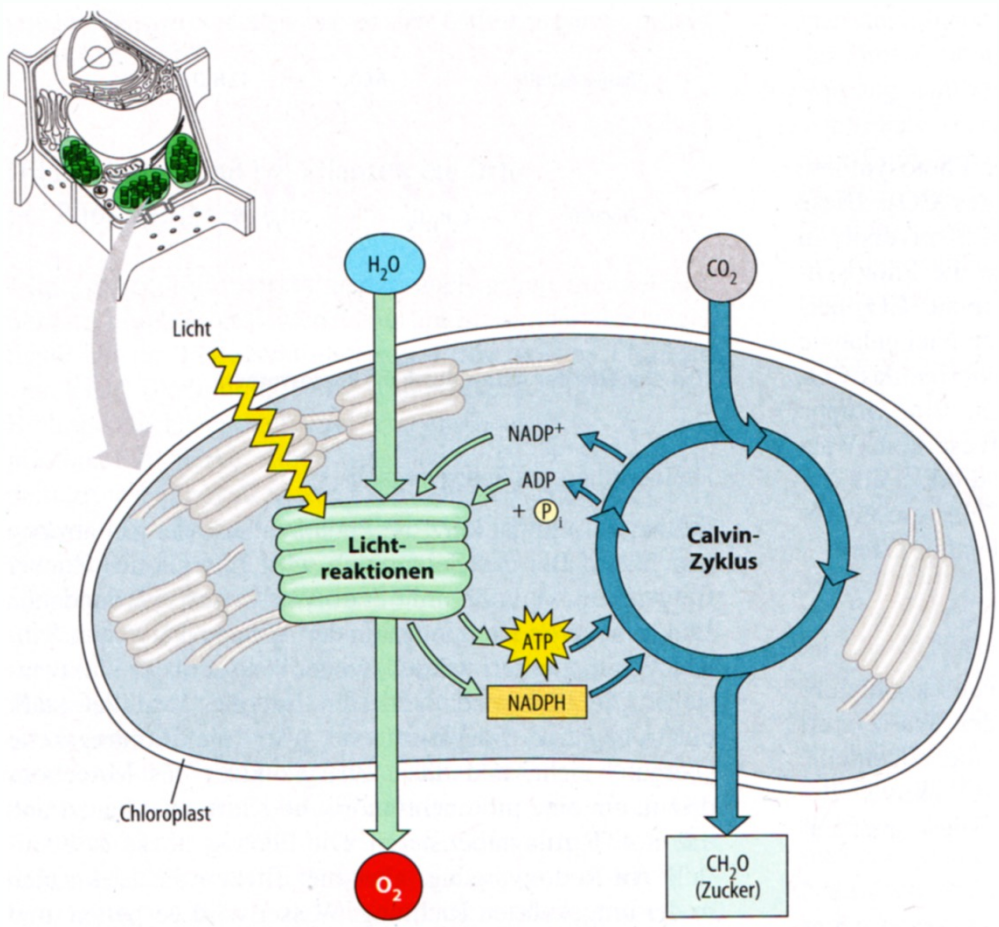
Es ist nicht gestattet, diese Vorlesung oder Teile dieser Vorlesung ohne ausdrückliche Genehmigung der Dozentinnen und Dozenten für die Wiedergabe im Druck, Vorträge oder eine andere Art der Veröffentlichung, auch nicht im Internet, zu verwenden. Für Teile der Abbildungen liegen die Rechte bei Buchverlagen, wissenschaftlichen Zeitschriften oder bei den Dozentinnen und Dozenten dieser Veranstaltung.

Hamburg, 5.12. 2022 Prof. Stefan Hoth

Geplanter Ablauf der Vorlesung

17. Oktober 2022	Wasserhaushalt
24. Oktober 2022	Mineralstoffernährung
7. November 2022	Mineralstoffernährung/ Bodenkunde
14. November 2022	Photosynthese
21. November 2022	Photosynthese
28. November 2022	Photosynthese
5. Dezember 2022	Photosynthese
12. Dezember 2022	Photosynthese
19. Dezember 2022	Pflanzenhormone
9. Januar 2023	Pflanzenhormone
16. Januar 2023	Pflanzenhormone
23. Januar 2023	Photosynthese/ Licht als Entwicklungsstimulus
30. Januar 2023	Licht als Entwicklungsstimulus

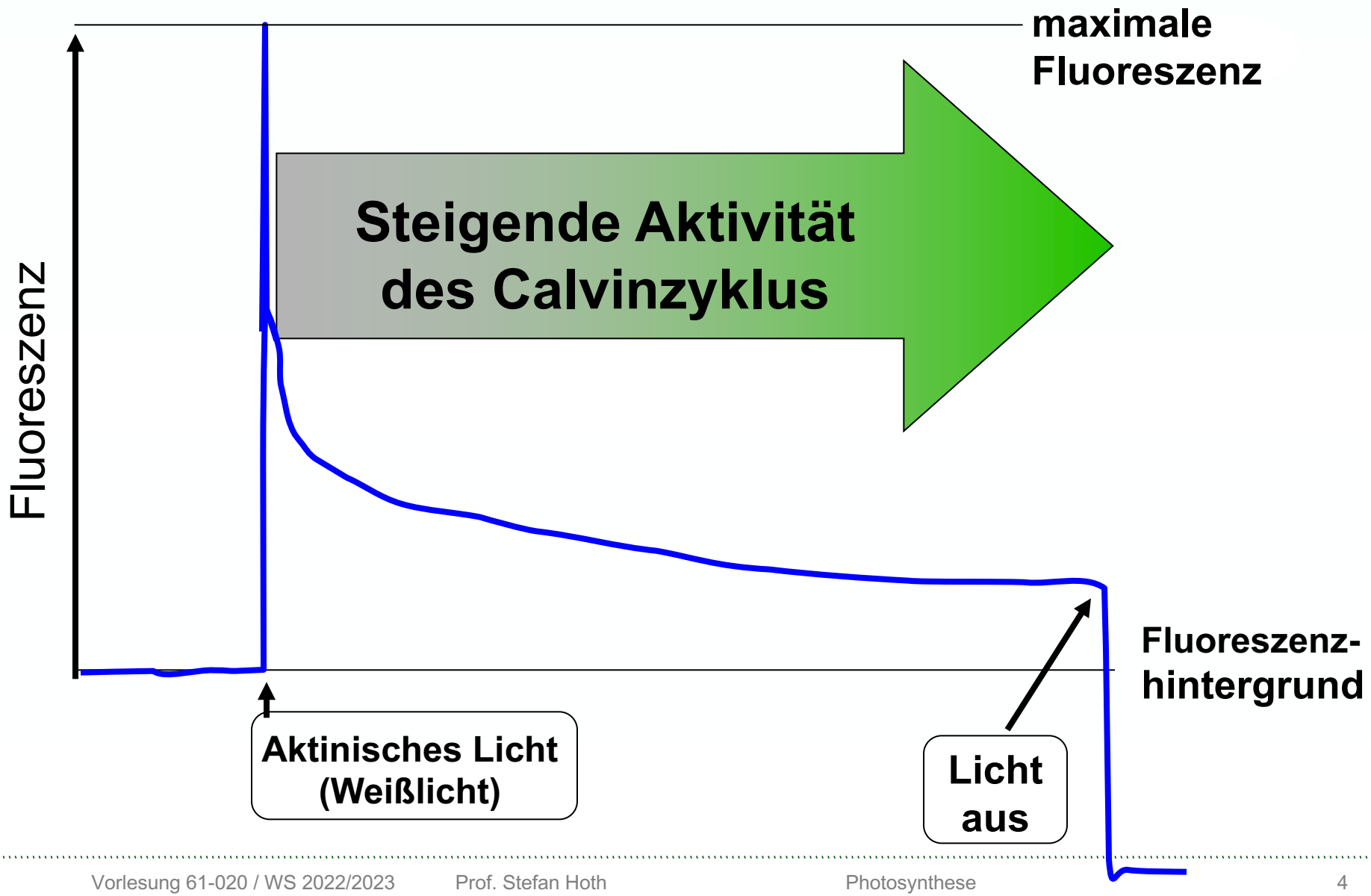
Der Calvin-Zyklus



Aus CO_2 werden Kohlenhydrate

Dazu werden NADPH und ATP aus der Lichtreaktion benötigt.

Der Kautsky-Effekt



Die CO_2-Fixierung: Dunkelreaktionen

Alle bisher besprochenen Reaktionen sind direkt vom Licht getrieben und werden als

„LICHT“REAKTIONEN

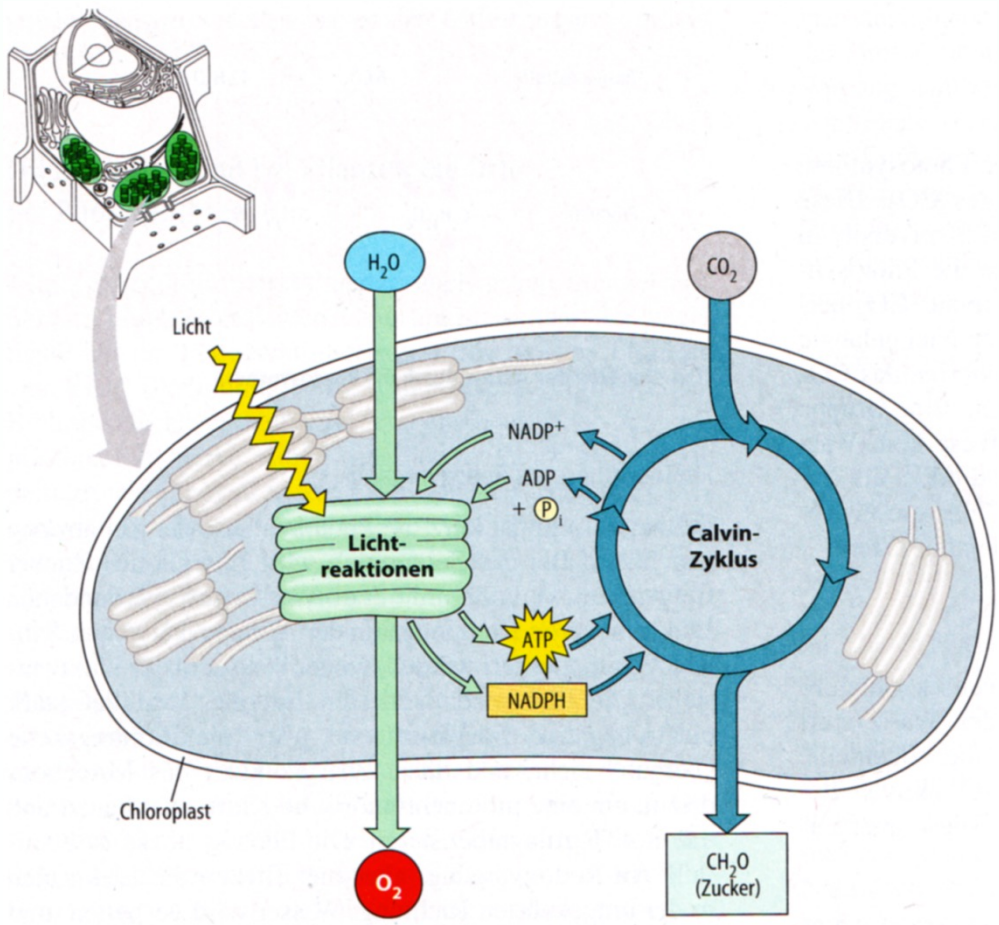
bezeichnet (e^- **- Transport, ATP und** $NADPH^+$ **- Synthese).**

Alle ab jetzt zu besprechenden Reaktionen sind nur indirekt vom Licht abhängig und werden als

„DUNKEL“REAKTIONEN

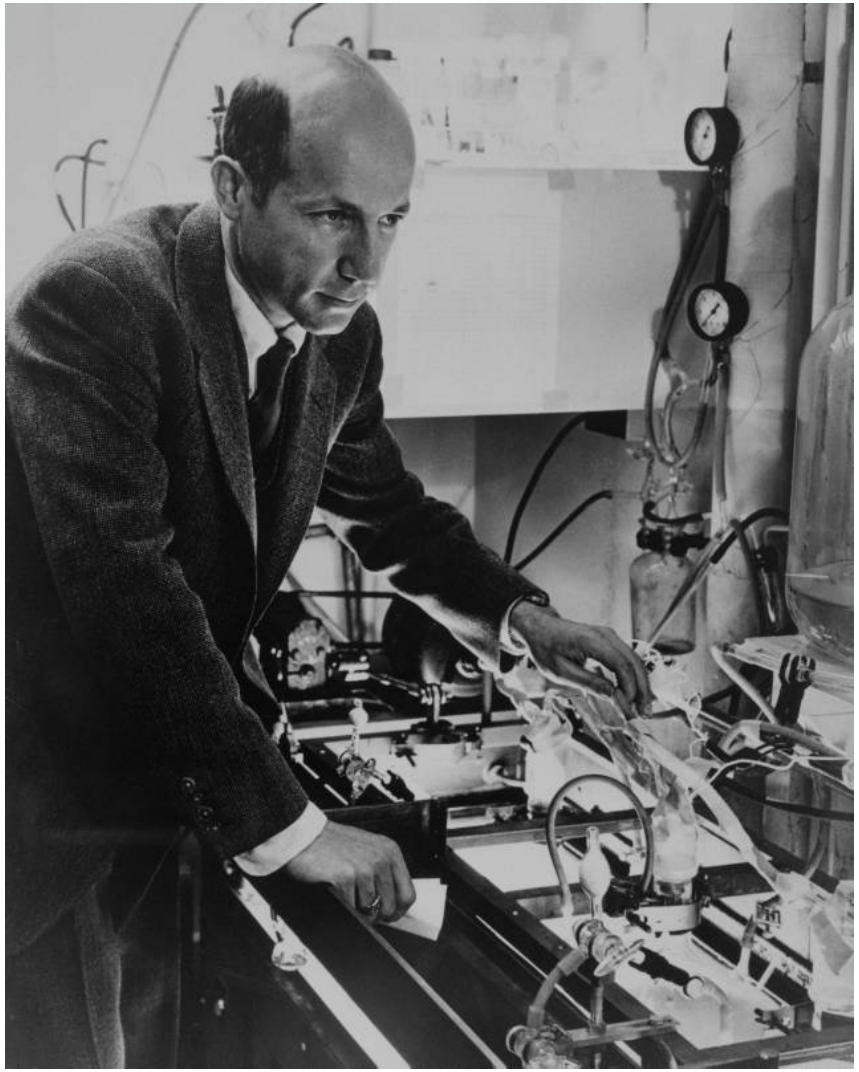
bezeichnet (CO_2**-Fixierung plus Calvin - Zyklus).**

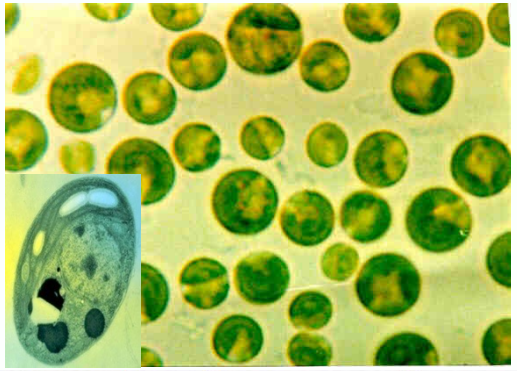
Der Calvin-Zyklus

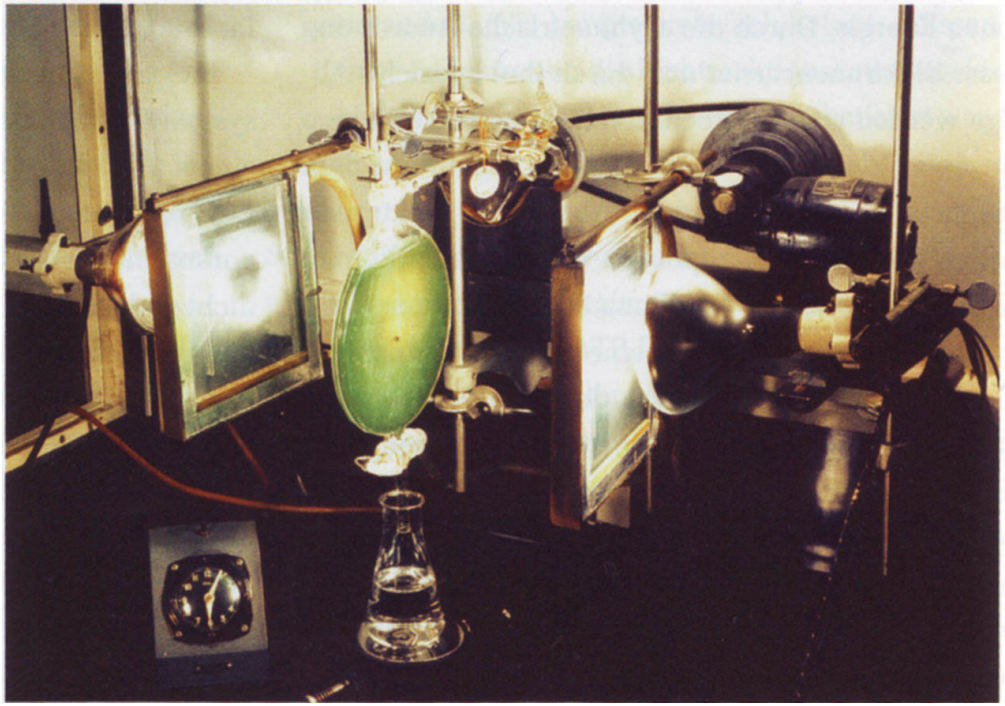


Aus CO_2 werden Kohlenhydrate.
Dazu werden NADPH und ATP aus der Lichtreaktion benötigt.

Der Calvin-Zyklus



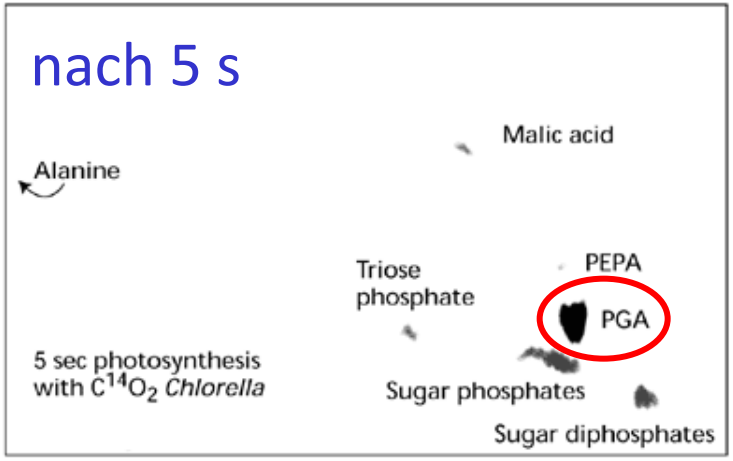


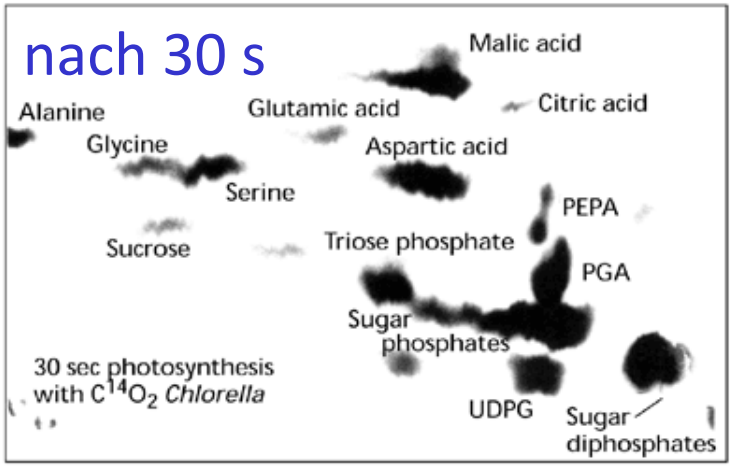


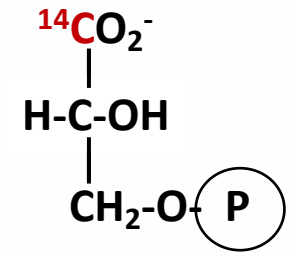
3-Phosphoglycerat ist das erste CO_2-Fixierungsprodukt

1948	**Melvin Calvin & Adam Benson**	**Entdeckung, dass CO_2 bei der Photosynthese direkt in 3-Phoshoglycerinsäure eingebaut wird**

Autoradiogramm nach $^{14}CO_2$-Begasung



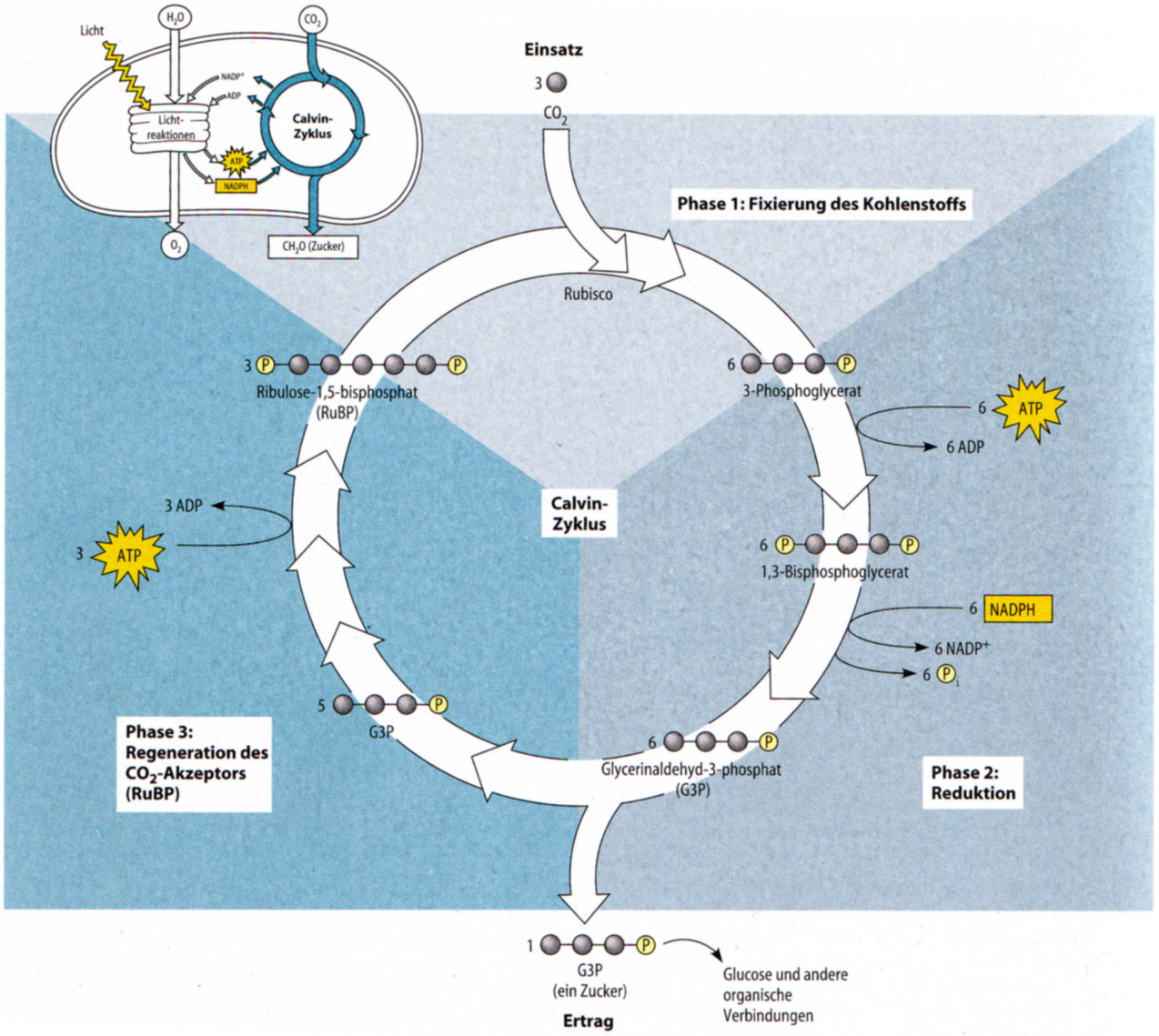




3-Phosphoglycerat

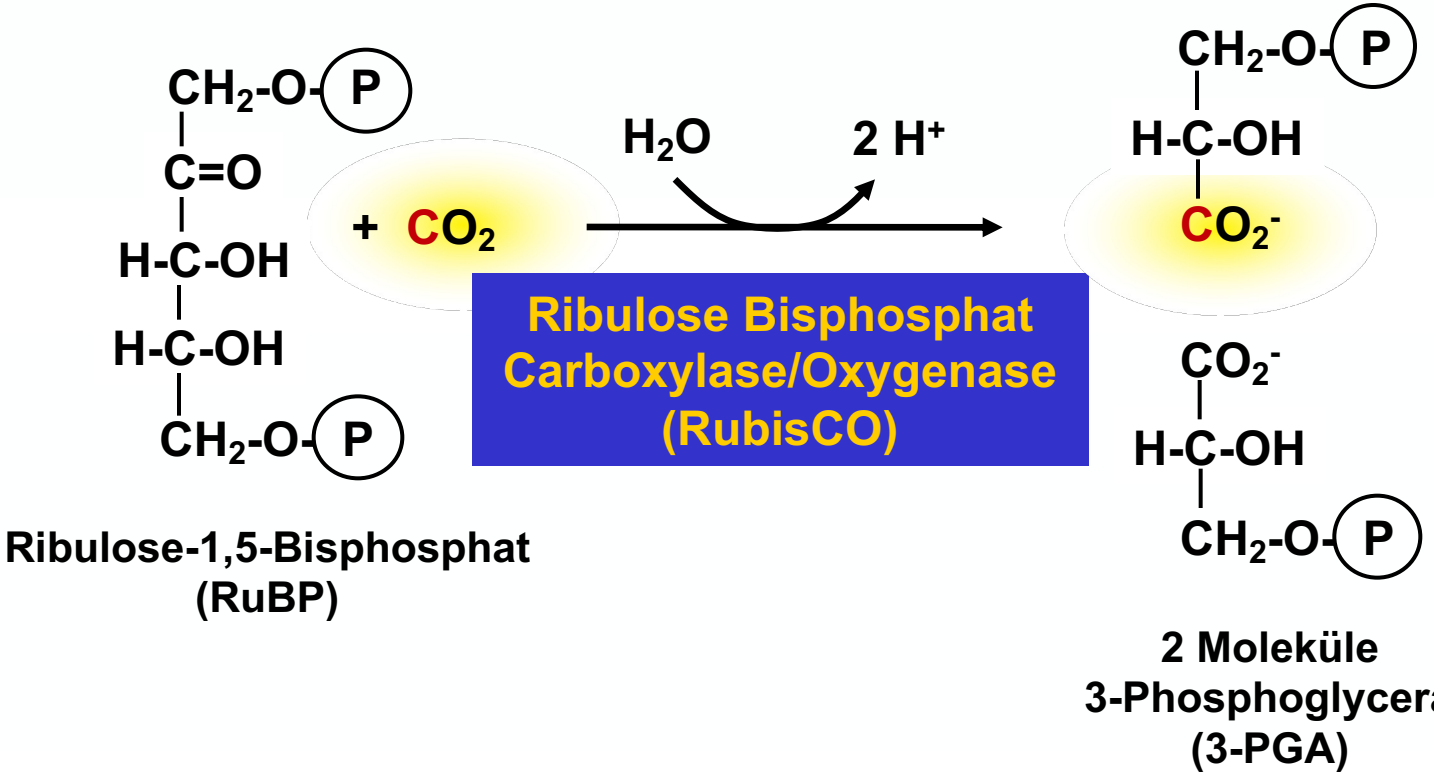
Nachweis, dass 3-Phosphoglycerat (PGA) das erste, stabile CO_2-Fixierungsprodukt der Photosynthese ist.
1961 erhielt Calvin den Nobelpreis der Chemie für die Aufklärung des Calvinzyklus.

Calvin-Zyklus: Carboxylierende Phase



Calvin-Zyklus (CO_2-Fixierung)

Der erste Schritt der Dunkelreaktionen ist die Fixierung von CO_2



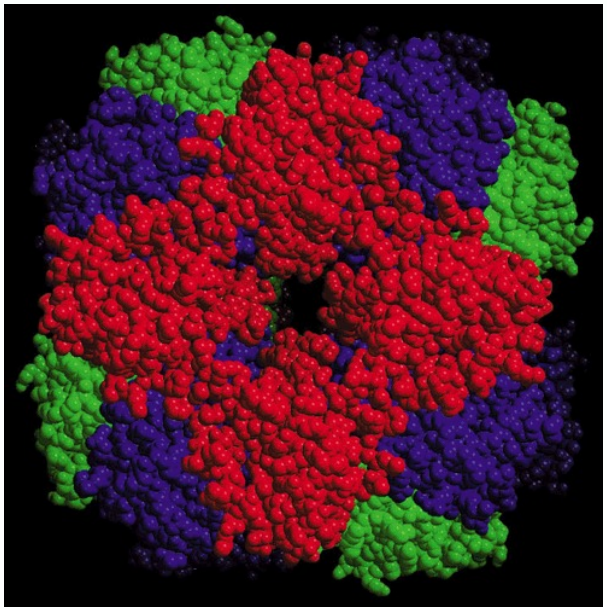
Die entstehende C6-Verbindung ist instabil und zerfällt spontan zu 2 Molekülen 3-PGA.

Aufbau der RubisCO

RubisCO ist ein multimeres Protein aus 16 Untereinheiten:

8 x eine große Proteinkette (large SU)
Plastom!
8 x eine kleine Proteinkette (small SU)
Kerngenom!

Rubisco ist ein äußerst ineffizientes Protein und kann nur 3 CO_2-Moleküle pro Sekunde fixieren (andere: 1000 s^{-1}).
Die Pflanze gleicht dies durch höhere Proteinmengen aus.
(ca. 50% der Chloroplastenproteine)



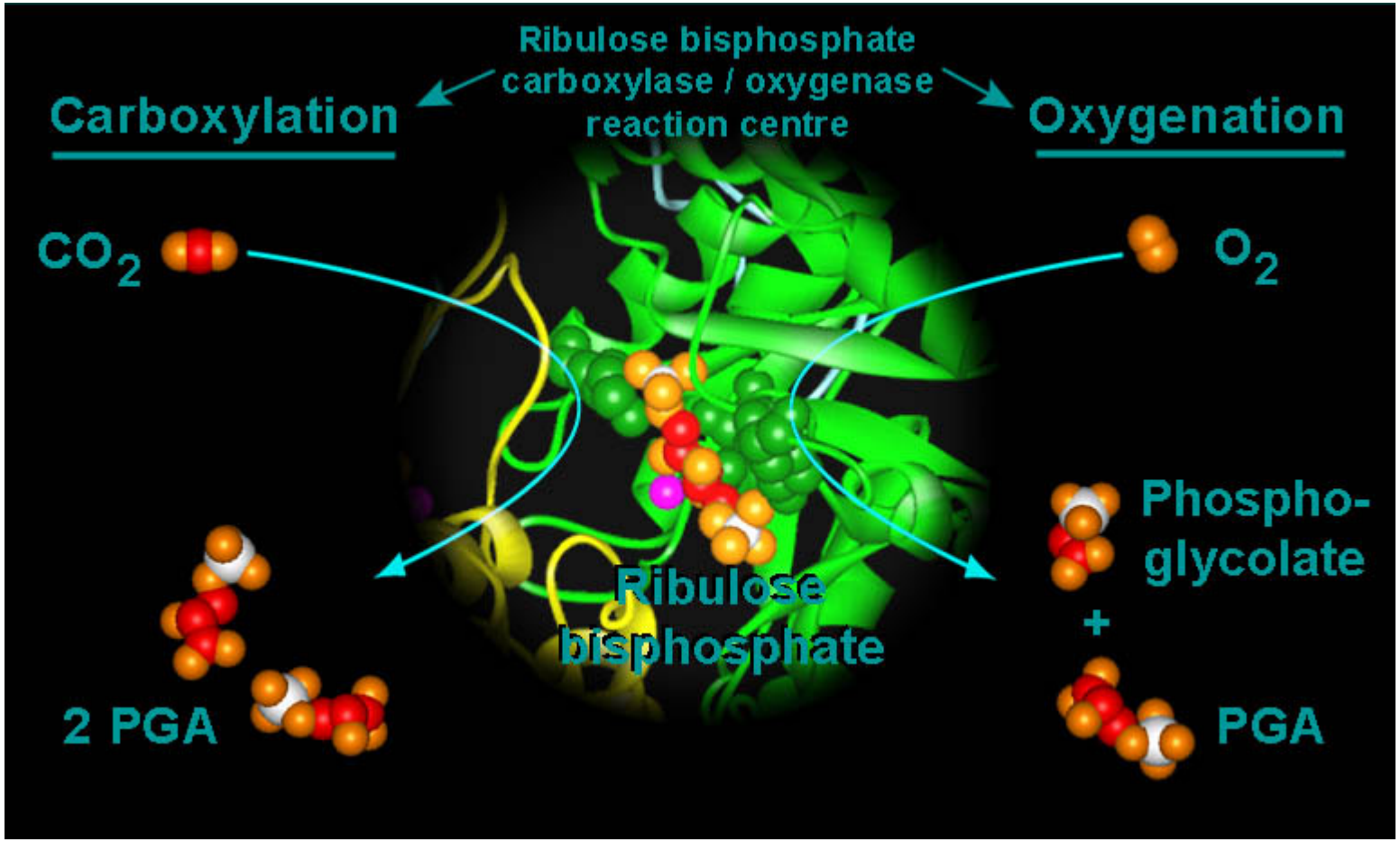
4-10 mM Rubisco im Stroma gegenüber ca. 11 µM CO_2

⇒

1000mal mehr Enzym als Substrat CO_2!!!

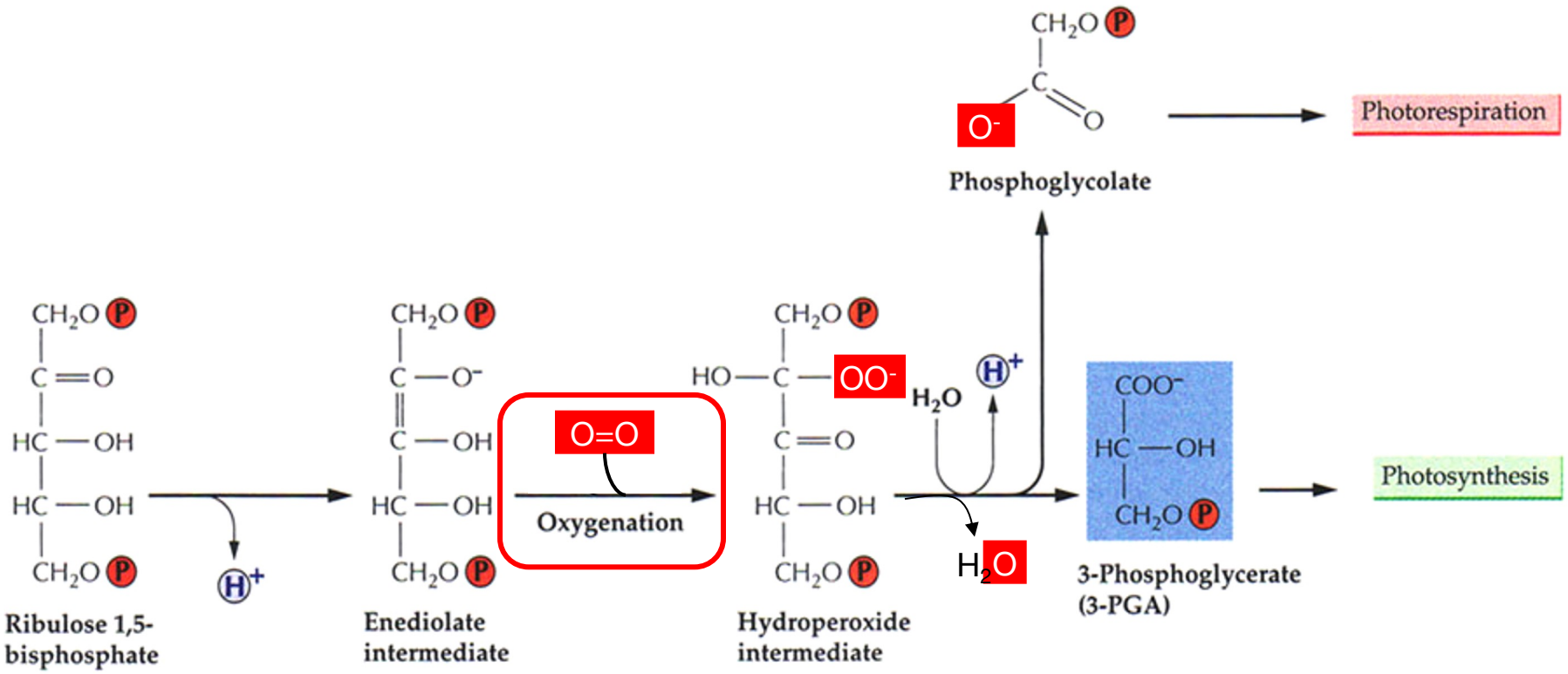
…wahrscheinlich das häufigste Protein der Biosphäre!!!!

RubisCO: Oxygenase-Reaktion



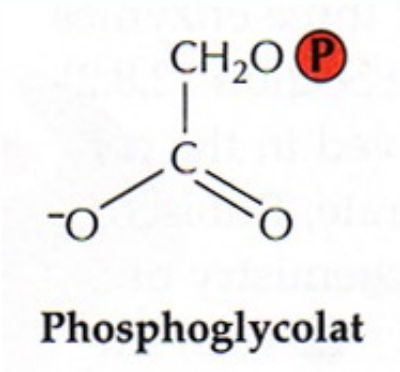
RubisCO: Oxygenase-Reaktion

Oxygenierung von RuBP mit O_2



RubisCO: Oxygenase-Reaktion

Durch die OXYGENASE-Reaktion zerfällt der C5-Körper von RuBP in einen C3-Körper (3-PGA) und einen C2-Körper (Phosphoglykolat)



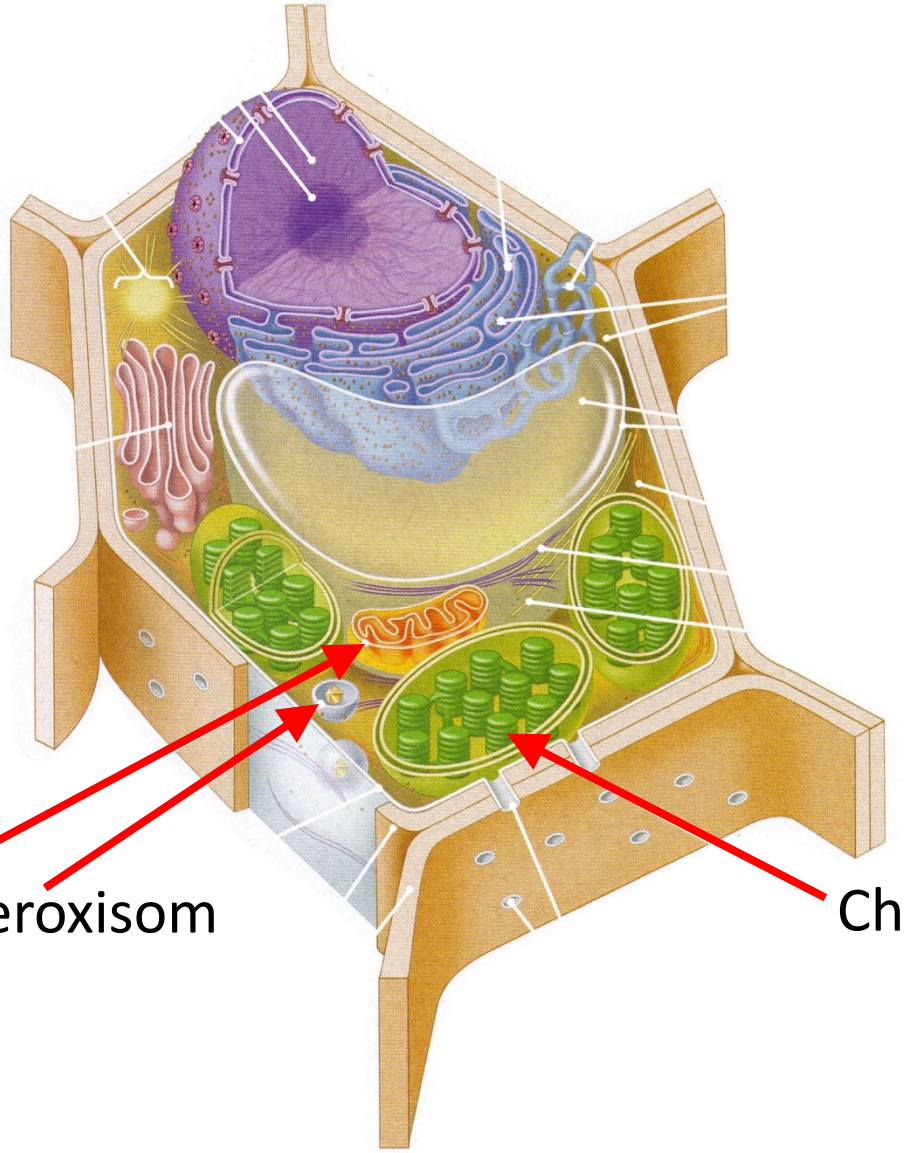
Phosphoglycolat

Durch diese Reaktion wird O_2 verbraucht !!!

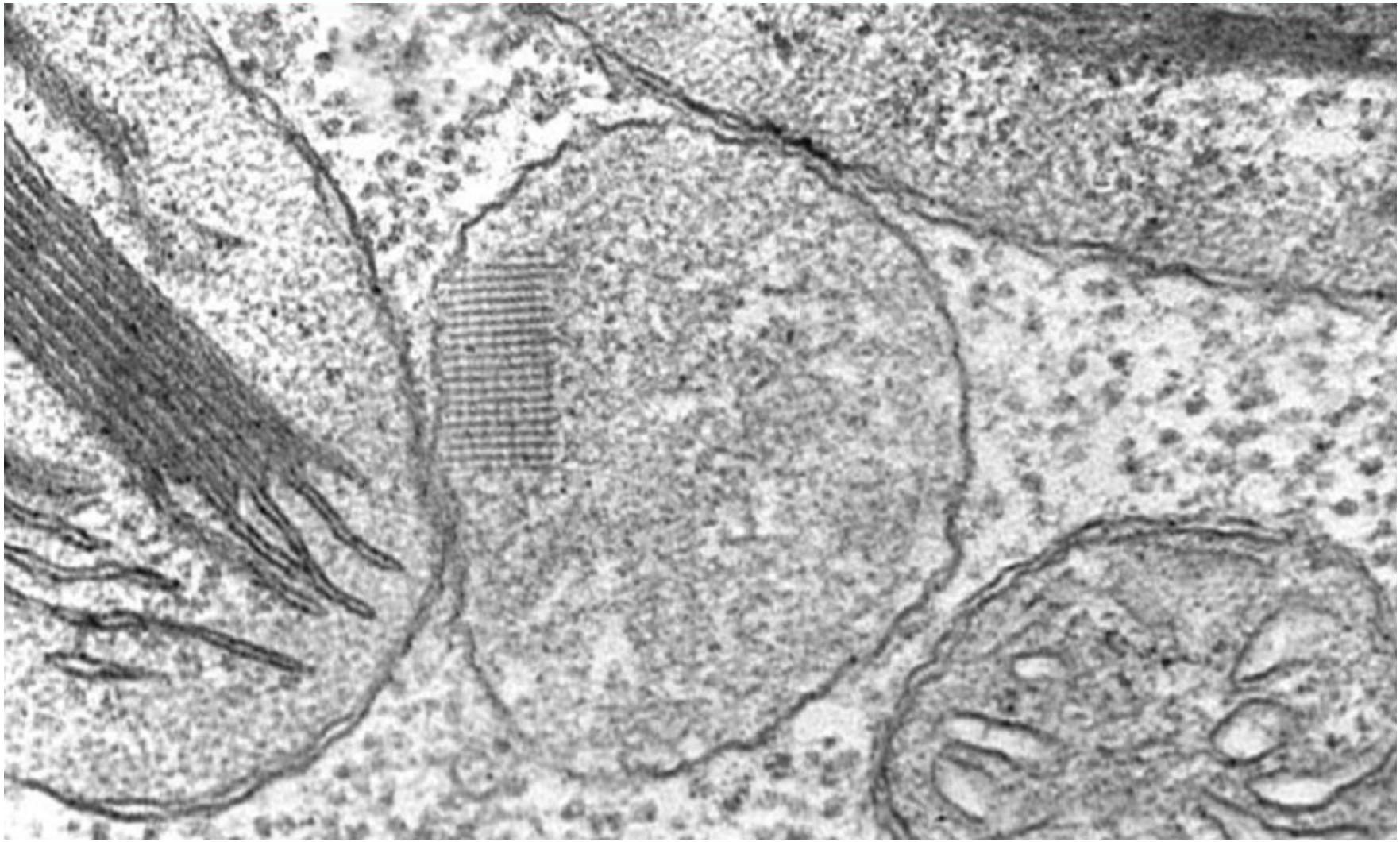
Die Zelle muss die Phosphoglykolsäure wieder recyceln ! Während dieses Recyclings wird u.a. CO_2 produziert !!!

Weil in der Gesamtreaktion O_2 verbraucht und CO_2 produziert wird, nennt man sie: PHOTORESPIRATION

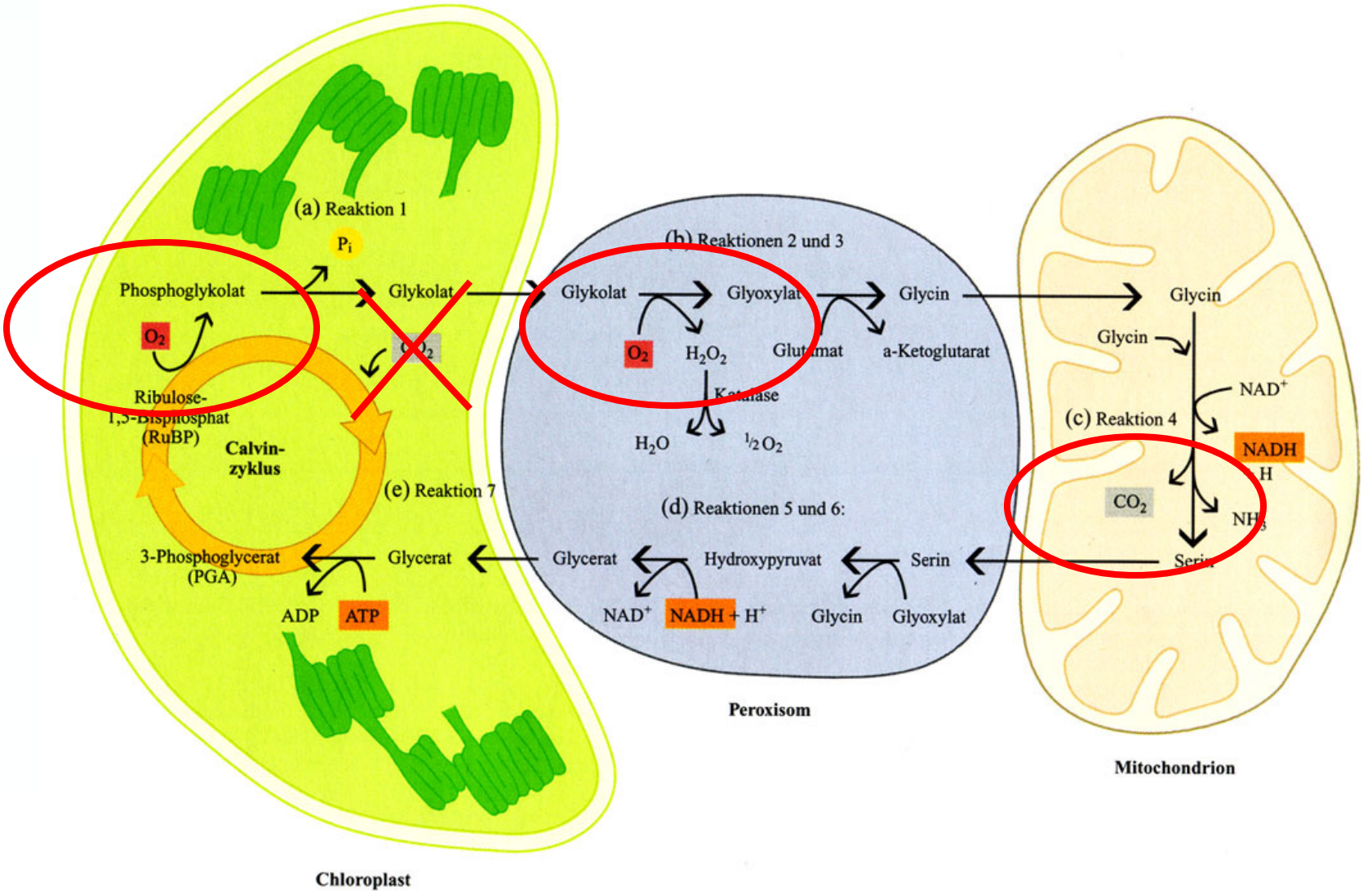
Organellen der Photorespiration



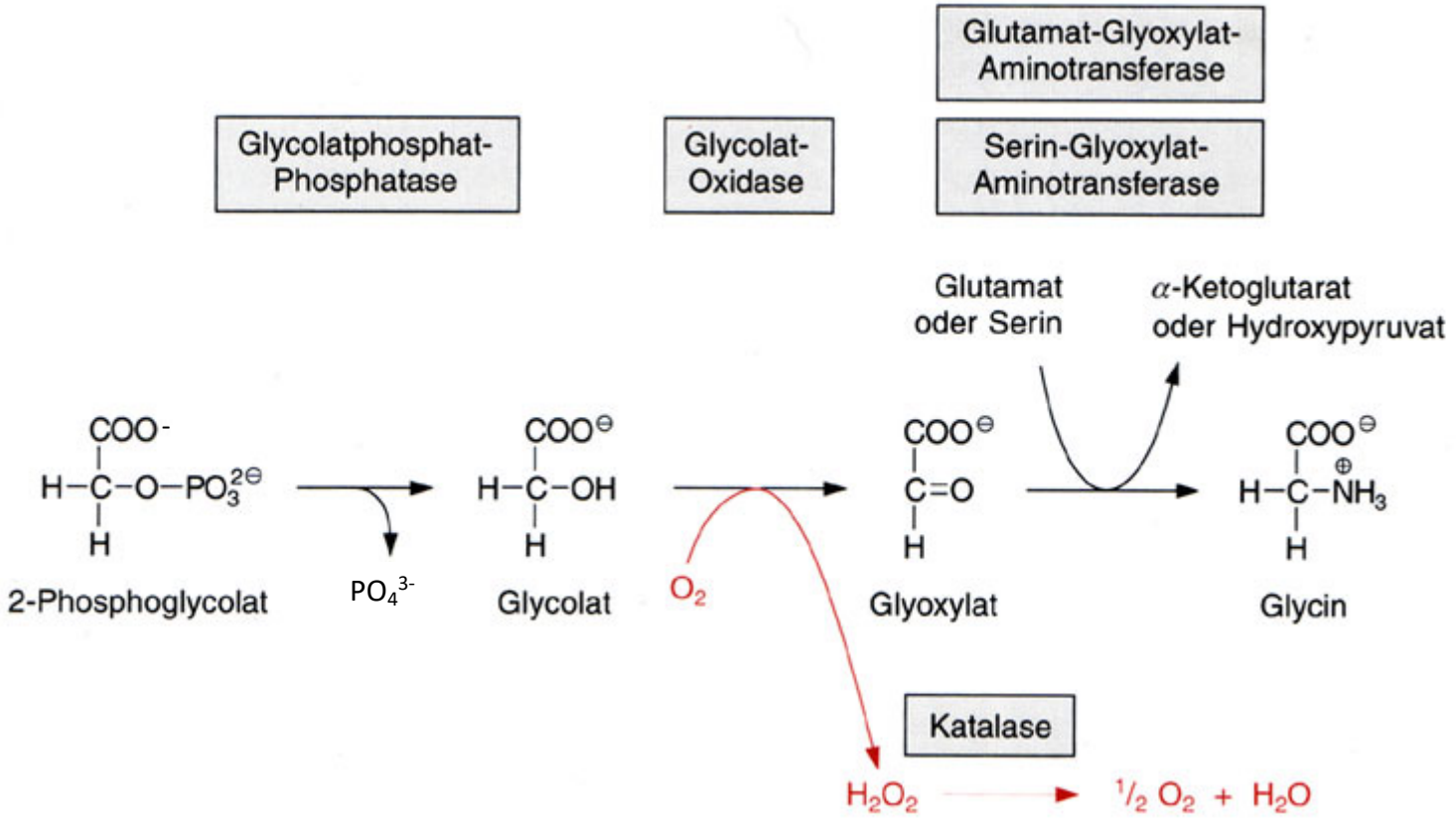
Organellen der Photorespiration



Organellen der Photorespiration

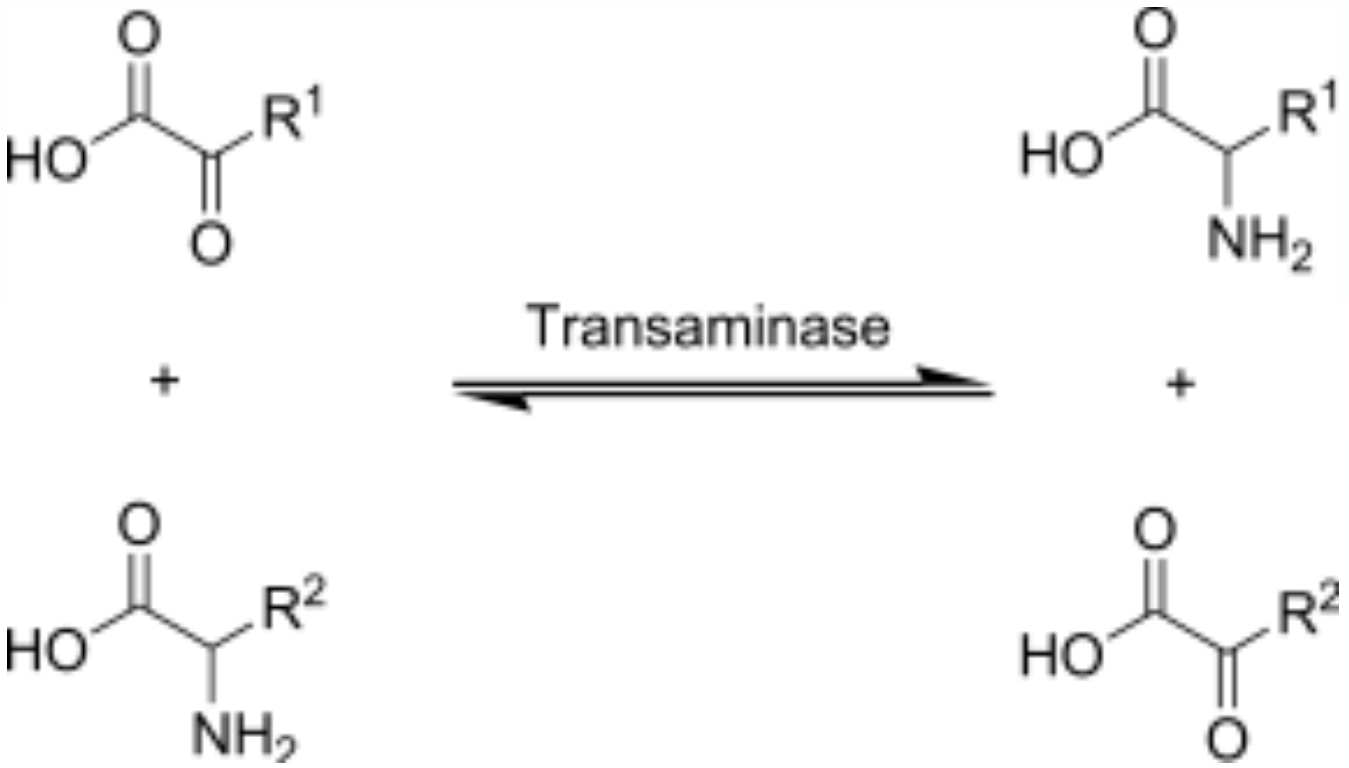


Die Reaktionen der Photorespiration (1)

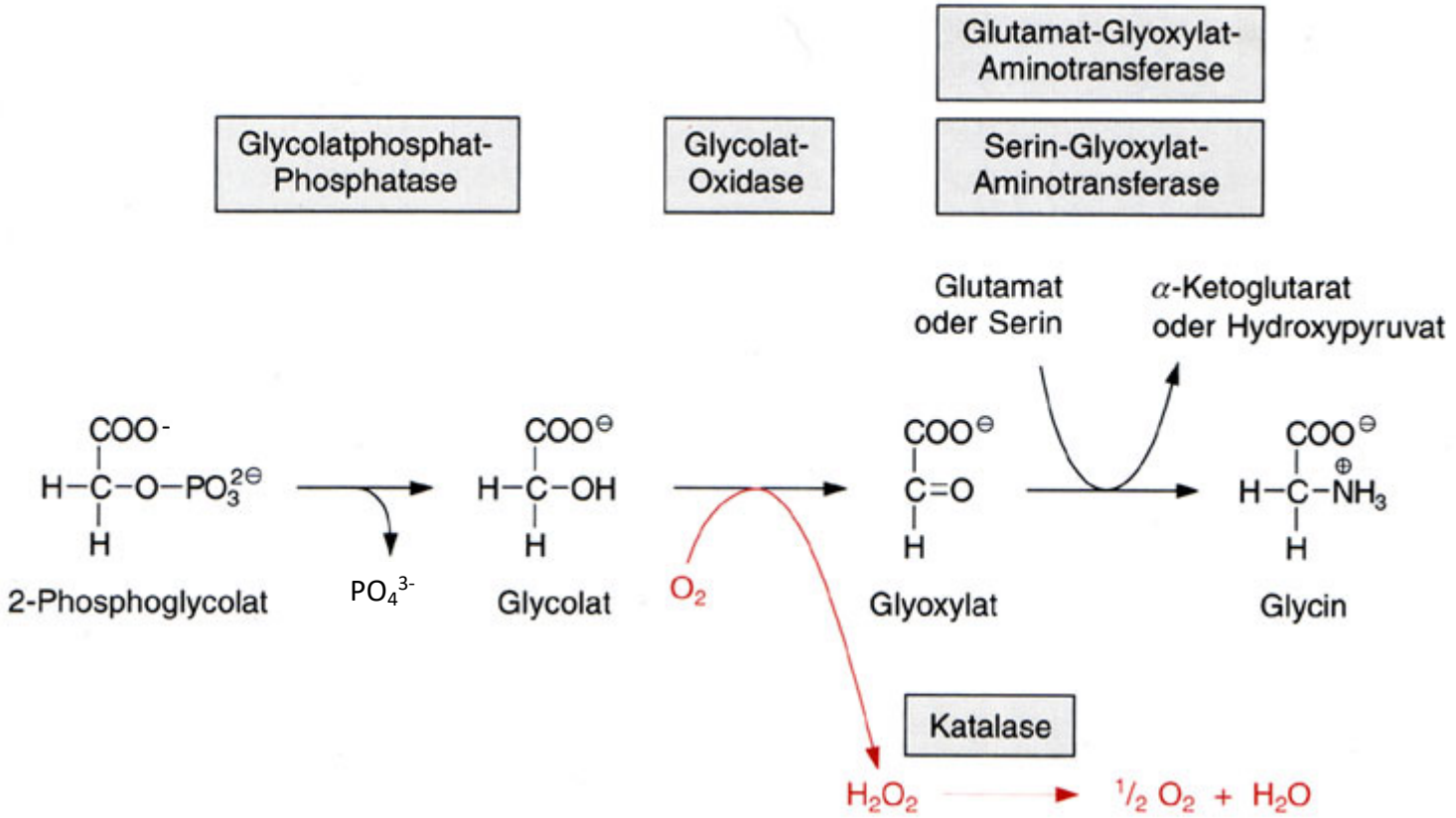


Chloroplast | **Peroxisom** | **Mitochondrium**

Transaminase Reaktionsmechanismus

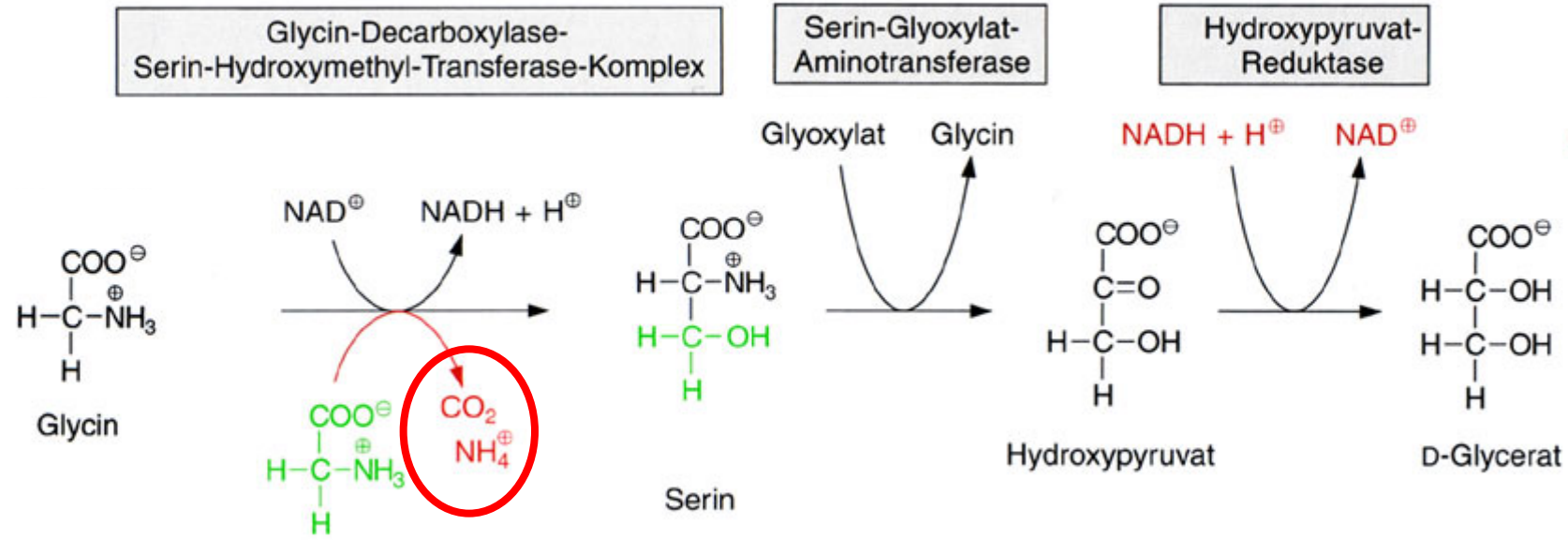


Die Reaktionen der Photorespiration (1)



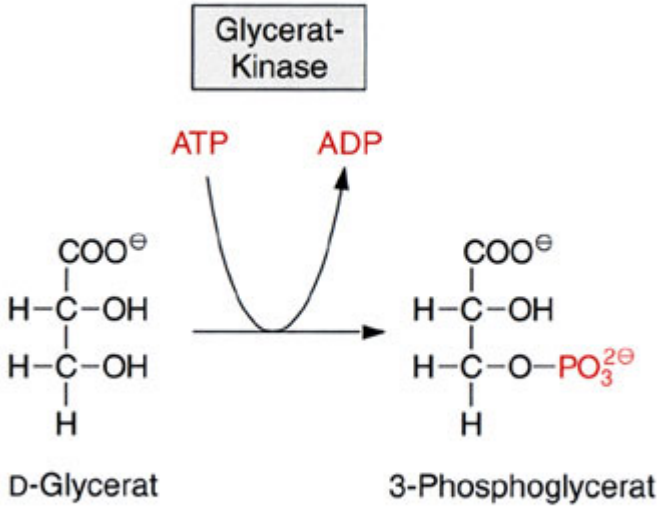
Chloroplast | **Peroxisom** | **Mitochondrium**

Die Reaktionen der Photorespiration (2)



Perox. | **Mitochondrium** | **Peroxisom**

Die Reaktionen der Photorespiration (3)



Peroxisom | **Chloroplast**

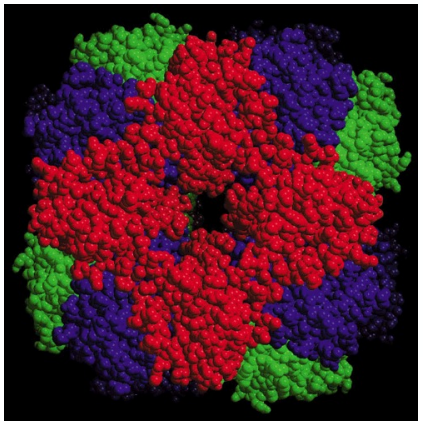
Die Kosten der Photorespiration

$\Rightarrow$ **ca. 42% höherer ATP-Verbrauch**

$\Rightarrow$ **ca. 38% höherer NADPH-Verbrauch**

$\Sigma =$ 10 ATP + 6 NADPH

Die Photorespiration senkt die Photosynteserate (Effizienz)



$$\frac{Carboxylierung}{Oxygenierung} = \frac{4}{1}$$

RubisCO: Hohe CO_2-Affinität

	CO_2	O_2
K_M der RubisCO	**9 µM**	**535 µM**
Wechselzahl kcat	**3,3 s^{-1}**	**2,4 s^{-1}**
Luftanteil	**0,035 %**	**21 %**
Wässrige Lösung (15°C)	**≈15 µM**	**≈340 µM**

Bei kühlen (optimalen) Temperaturen:

$$\frac{Carboxylierung}{Oxygenierung} = \frac{4}{1}$$

Die Photorespiration senkt die Photosynteserate (Effizienz)

Die CO_2-Fixierung durch RubisCO

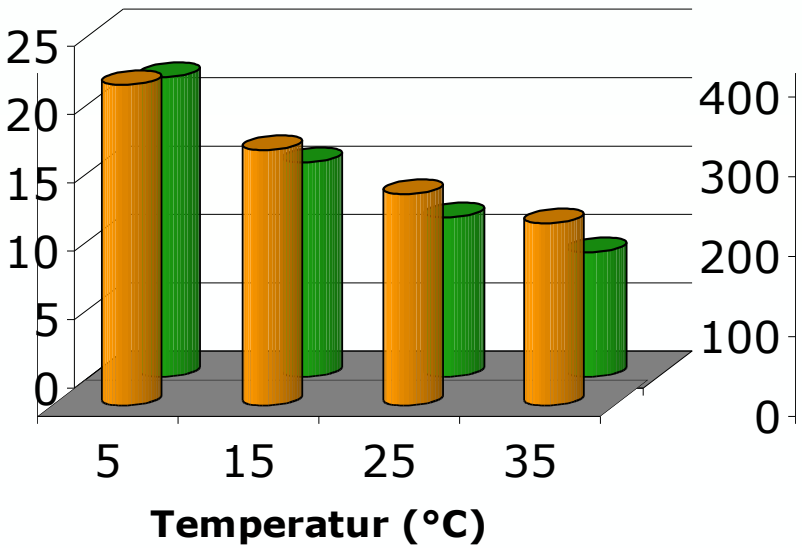
- **hat sich zu einem Zeitpunkt entwickelt, als die Atmosphäre eine völlig andere Zusammensetzung hatte,**

- **und zwar viel CO_2, NH_3, H_2 und CH_4 aber KEIN O_2 d.h. die Erde war anaerob**

- **Seither hat sich einiges getan …**
  Heute: 78% N_2, 21% O_2, ca. 1% Edelgase, 0,03% CO_2 !!!

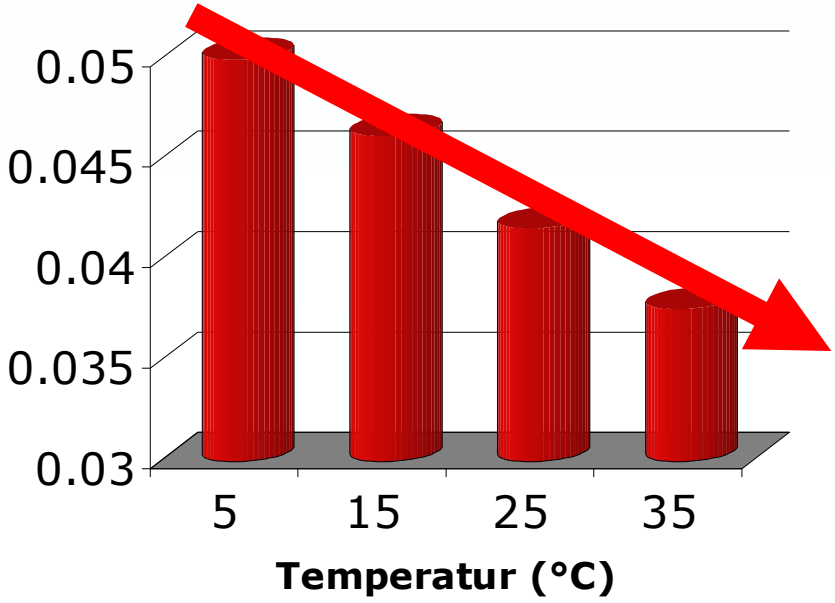
Es wird warm....

Löslichkeit



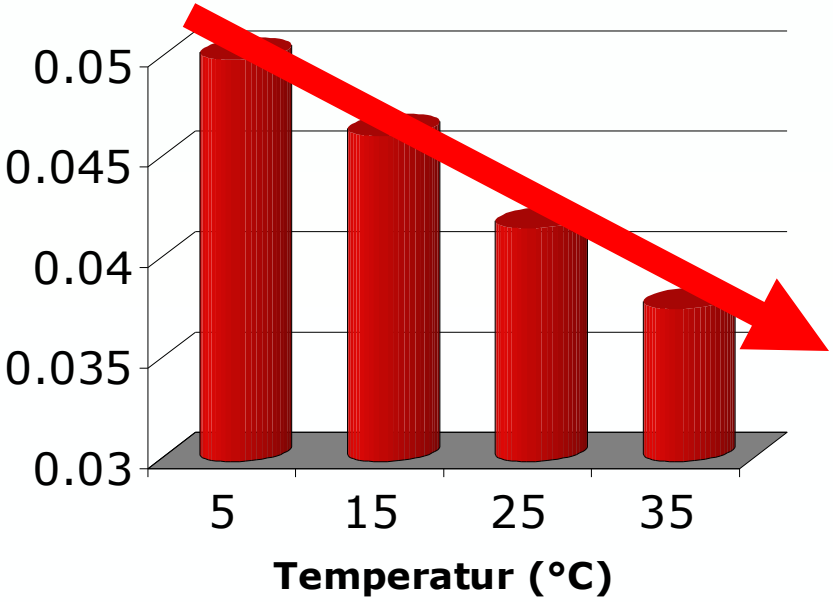
$[CO_2]$ (µM) $[O_2]$ (µM)

CO_2/O_2-Verhältnis

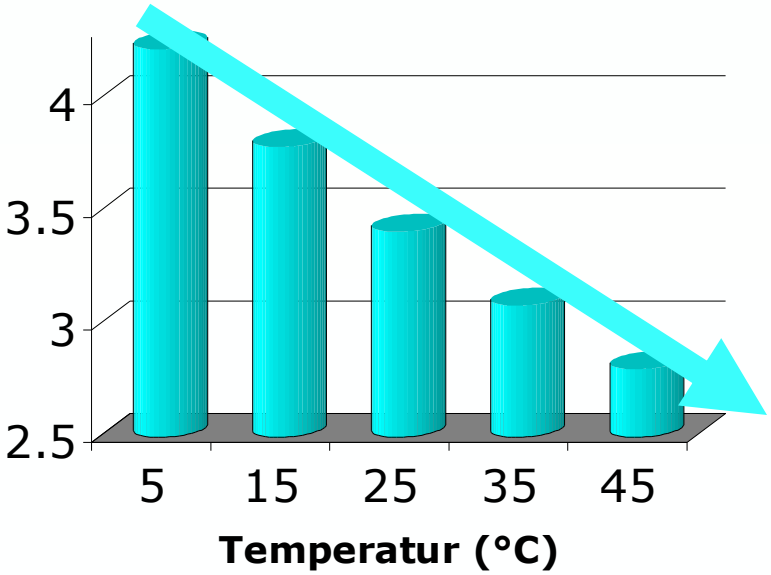


Es wird warm....

CO_2/O_2-Verhältnis



CO_2/O_2-Fixierung

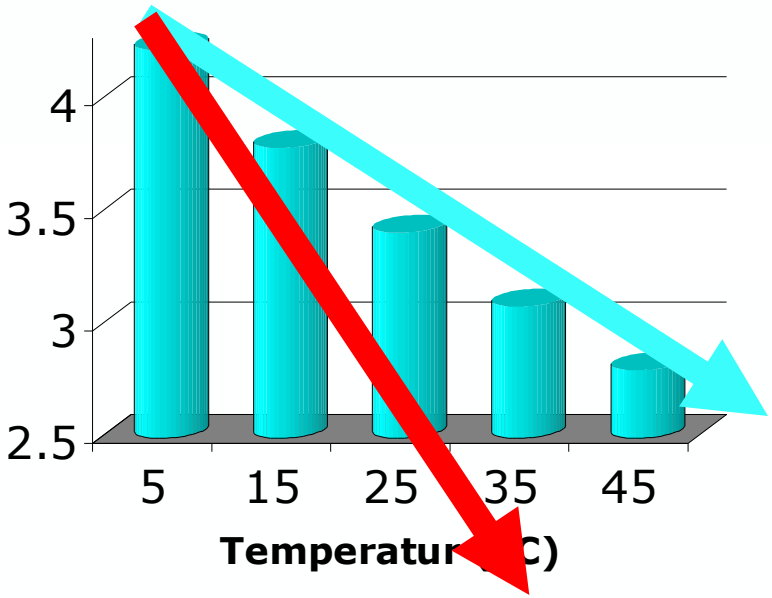


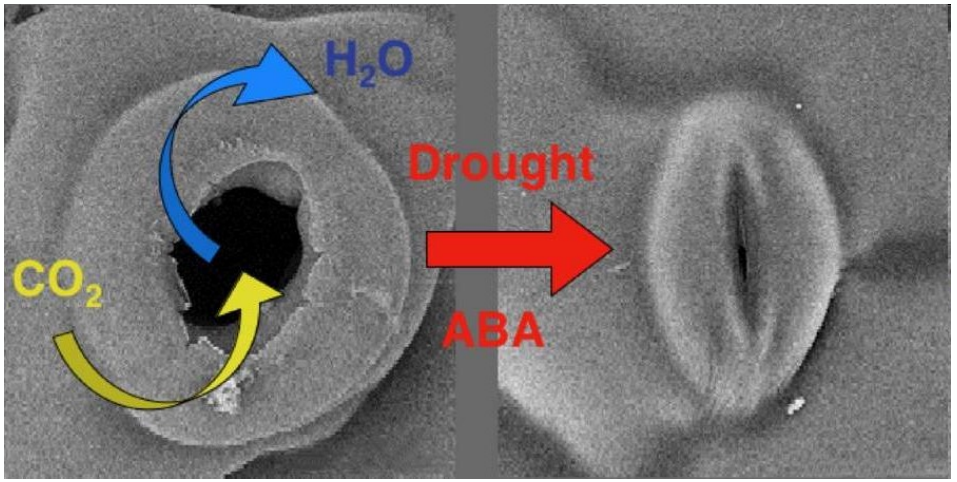
Photorespiration ⇑

Es wird trocken....

CO_2/O_2-Fixierung

CO_2-Versorgung





Stomaschluss

Photorespiration ⇑

Wasserverlust ⇑

Carboxylierung vs. Oxygenierung

3 Faktoren sind entscheidend:

- Kinetische Eigenschaften der RubisCO.
- Konzentration der Substrate CO_2 und O_2

  (15°C, wässrige Lösung, CO_2 : O_2 = 0,045; Carboxylierung vs Oxygenierung = 4:1)
- Temperatur

➢ Vermeidung der Photorespiration durch CO_2 Konzentrierungsmechanismen

➢ Reduktion des Transpirationskoeffizienten

Herausforderung des Landlebens

CO_2-Aufnahme:

~20 mg $CO_2/dm^{-2} * h^{-1}$

Transpiration:

~1000 mg $H_2O/dm^{-2} * h^{-1}$

Birke:

12m hoch, 115 m^2 Blattfläche

max. 140 l/Tag

CO_2 **H_2O**

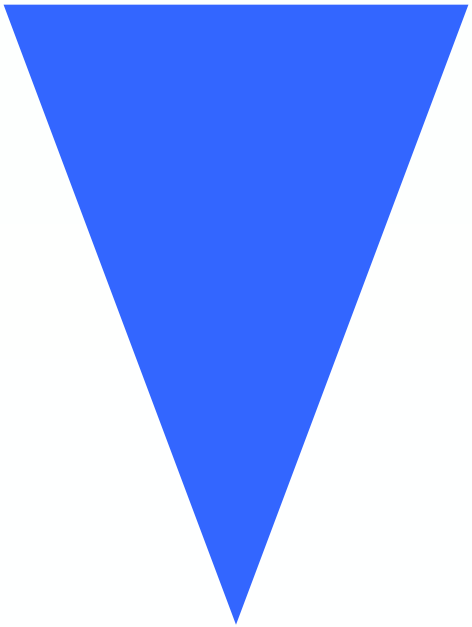
Transpirationskoeffizient

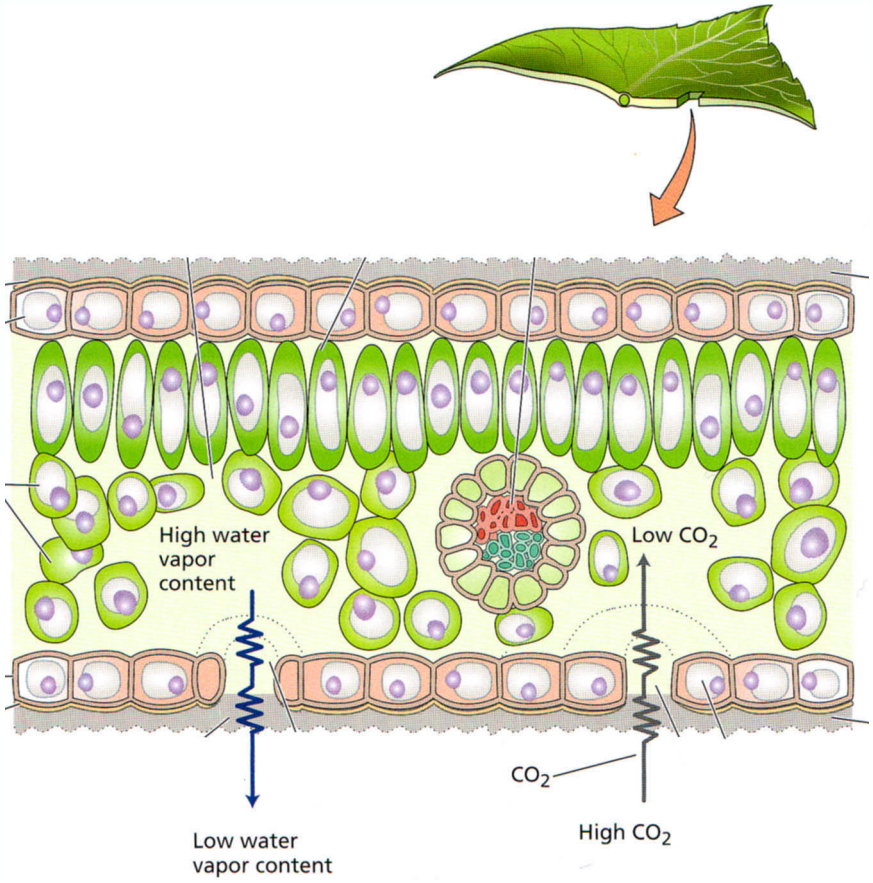
g Wasserverlust / g fixiertes CO_2

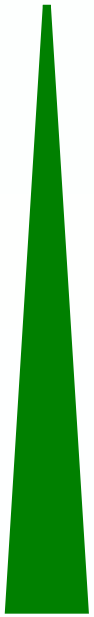
Bis zu 750

Verhungern oder Verdursten?

H_2O:
steiles Konzentrationsgefälle







CO_2:
flaches Konzentrationsgefälle

Offene Pore:

- gut für CO_2 Aufnahme
- Wasserverlust

Die Lösung des Problems

Die C4-Photosynthese…

…ein Weg zur Reduktion der Photorespiration

ABER WIE ?

Durch die Erhöhung des CO_2-Partialdrucks in der Nähe der RubisCO

ABER WIE ?

C4-Pflanzen akkumulieren CO_2

… durch eine „*CO_2 - Pumpe*“!

<u>Dies geschieht...</u>

1. **...durch die Vorfixierung des CO_2 an einem anderen Akzeptor als RuBP**

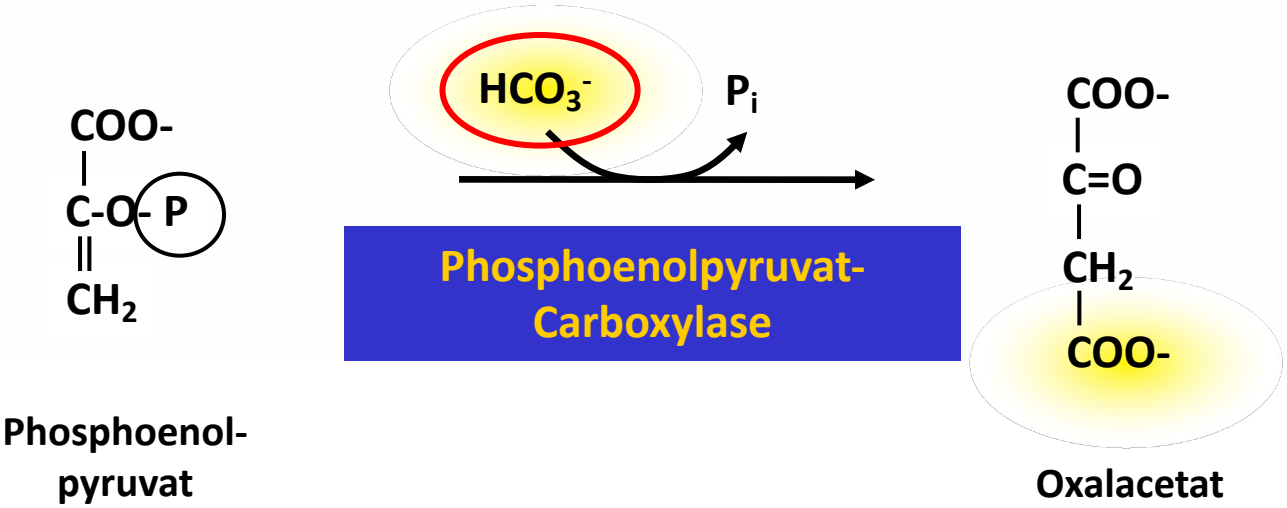
2. **...durch den effizienten Transport des „vorfixierten“ CO_2 zur RUBISCO**

3. **...durch die Freisetzung des CO_2 (Decarboxylierung) in den Chloroplasten zur Fixierung an RuBP**

Wichtige C4-Pflanzen

Zuckerrohr und Mais sind landwirtschaftlich wichtige C4-Pflanzen.

PEP Carboxylase



C4 Photosynthese!!!

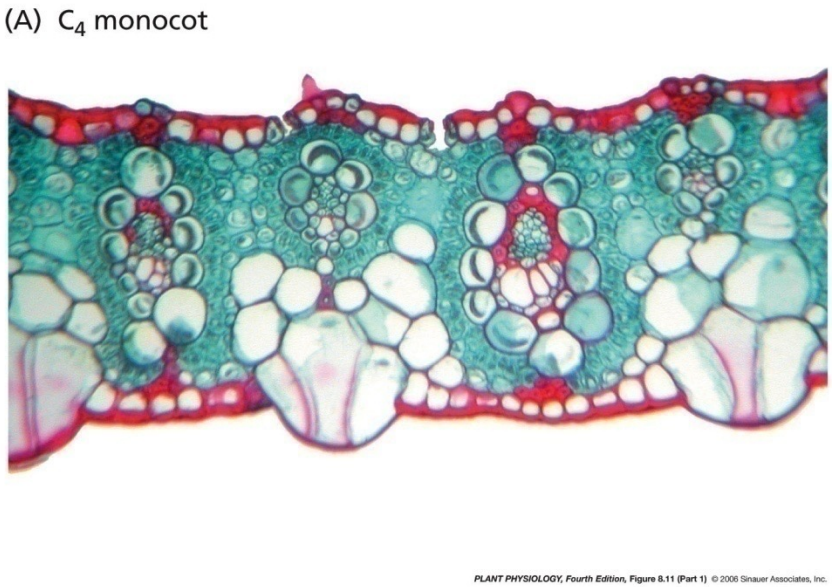
Die PEP-Carboxylase katalysiert im Cytoplasma ALLER Zellen eine anaplerotische Reaktion: Die Umwandlung von PEP in OAA.
Der K_m von PEP-Carboxylase für HCO_3^- ist deutlich niedriger als der von RUBISCO für CO_2!

PEP-Carboxylase

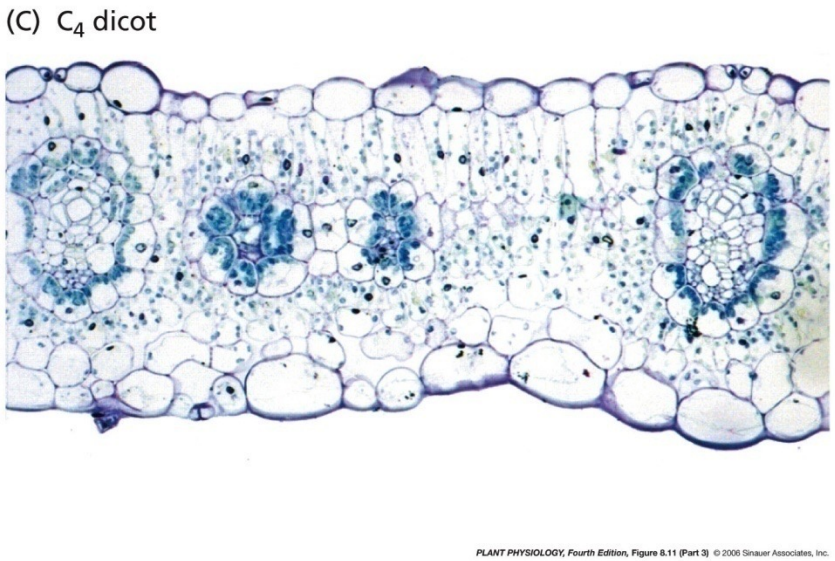
- HCO_3^- als Substrat ($CO_2 + H_2O \rightarrow HCO_3^- + H^+$)
  - ➡ O_2 ist kein Konkurrenzsubstrat!
- Im Stroma belichteter Chloroplasten beträgt das Verhältnis HCO_3^- : CO_2 etwa 50 : 1
  - ➡ effektive CO_2 Vorfixierung auch bei Wassermangel (reduzierte Stomataöffnung), hohen Temperaturen und hoher Sonneneinstrahlung.
- C4-Pflanzen zeichnen sich gegenüber C3-Pflanzen durch eine erhöhte Netto-Photosyntheserate aus!

Das C4-Syndrom

Kranzanatomie

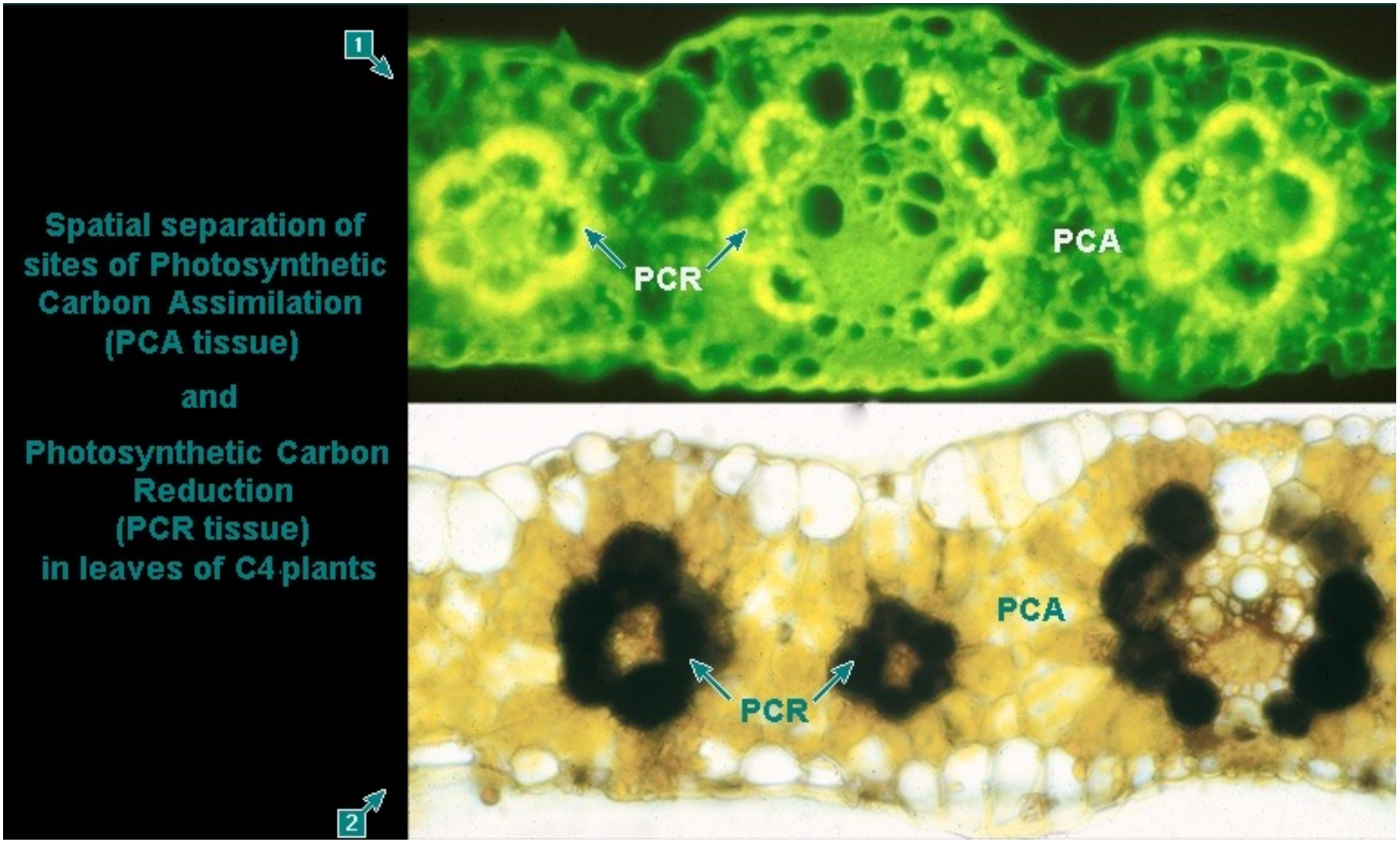


Zuckerrohr



Flaveria

Kranzanatomie



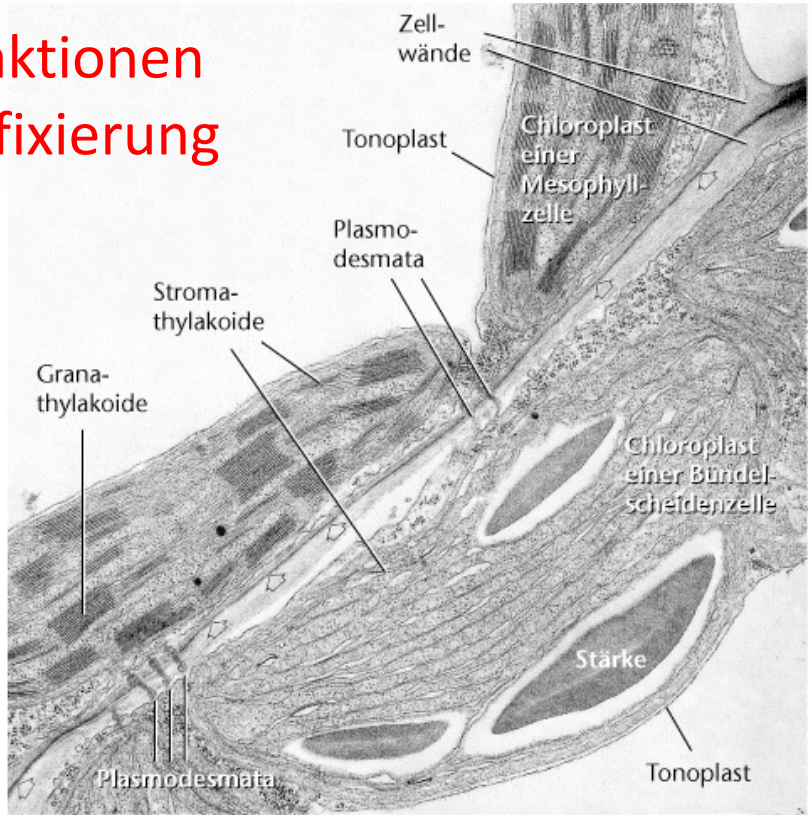
Das C4-Syndrom

Mesophyll- und Bündelscheidenzellen haben verschiedenen Chloroplasten

Chloroplasten-Dimorphismus

Lichtreaktionen

CO_2-Vorfixierung

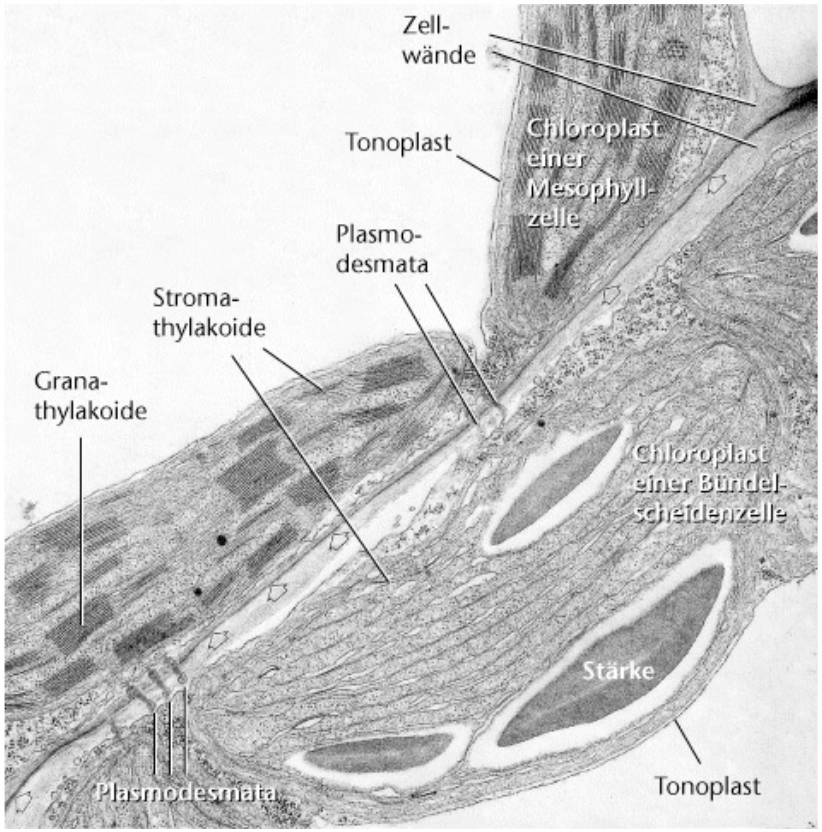


RubisCO

CO_2-Fix.

Chloroplastendimorphismus

Chloroplasten der Bündelscheidenzellen bei C4-Pflanzen



- Keine Granathylakoide
  - Wenig PSII
  - Kaum NADPH
  - Viel ATP
  - Keine Photolyse des Wassers

Isotopendiskriminierung

Mit diesem Ausdruck beschreibt man die Fähigkeit von Enzymen, zwischen verschiedenen natürlich vorkommenden Isotopen zu unterscheiden.

z.B. zwischen $^{12}CO_2$ und $^{13}CO_2$
(ca. 1% des atmosphärischen CO_2 ist $^{13}CO_2$)

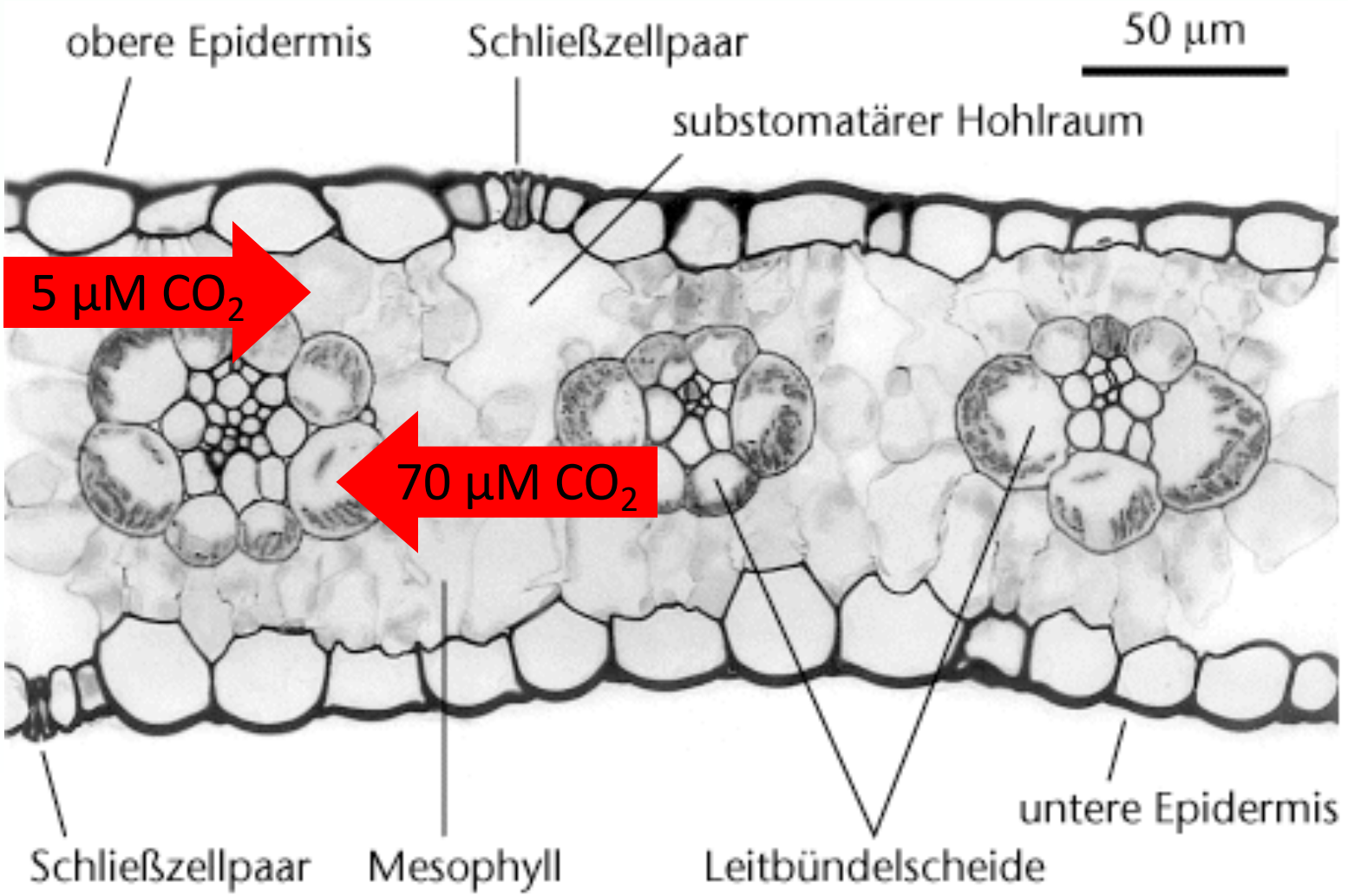
RUBISCO diskriminiert ausgezeichnet !!!

PEP-Carboxylase diskriminiert sehr schlecht !!!

C3 und C4-Pflanzen können anhand ihres $^{12}C/^{13}C$-Verhältnisses unterschieden werden

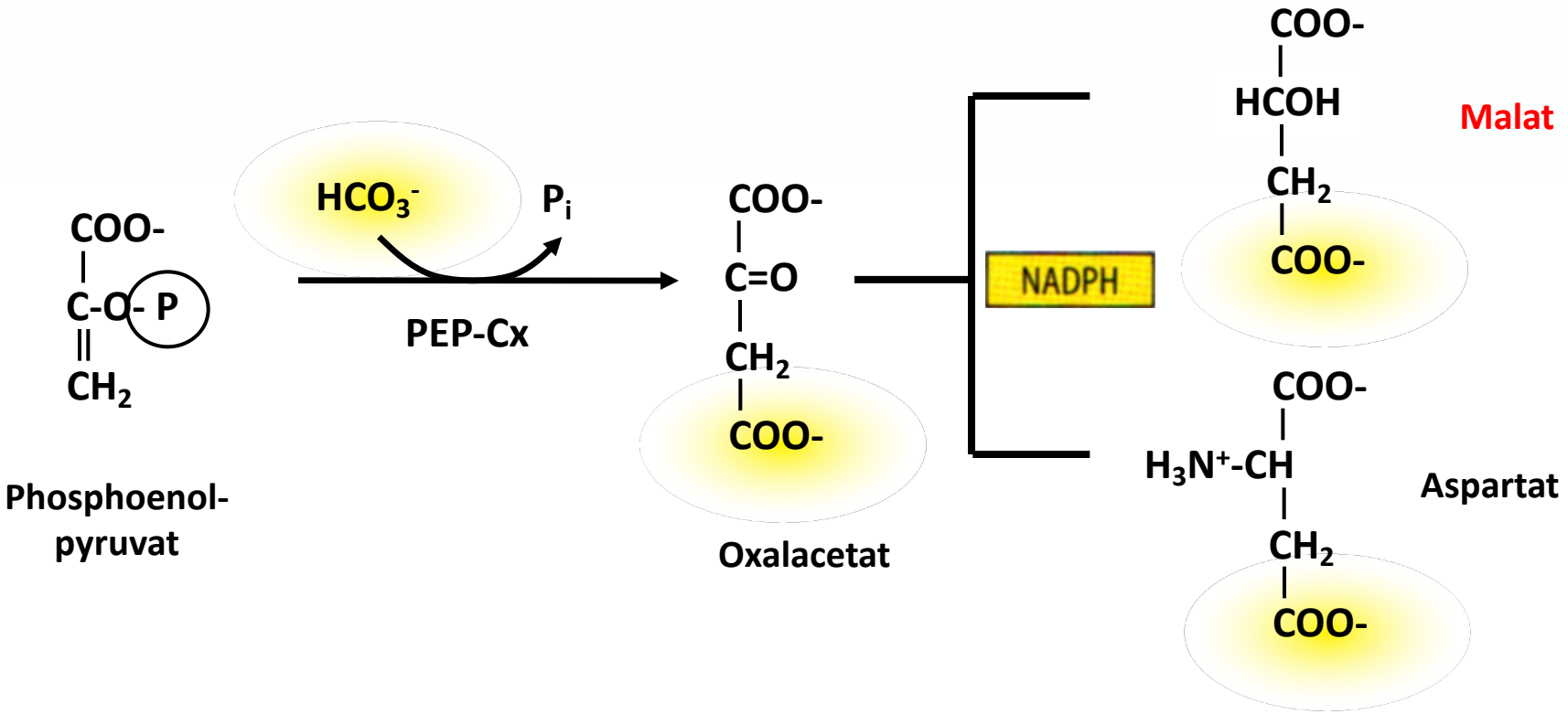
CO_2-Akkumulation und Kranzanatomie

Die „CO_2-Pumpe“ der C4-Pflanzen



Akkumulation von CO_2

Oxalacetat wird im C4-Stoffwechsel zu Malat (*Malat-dehydrogenase*) reduziert oder zu Aspartat aminiert



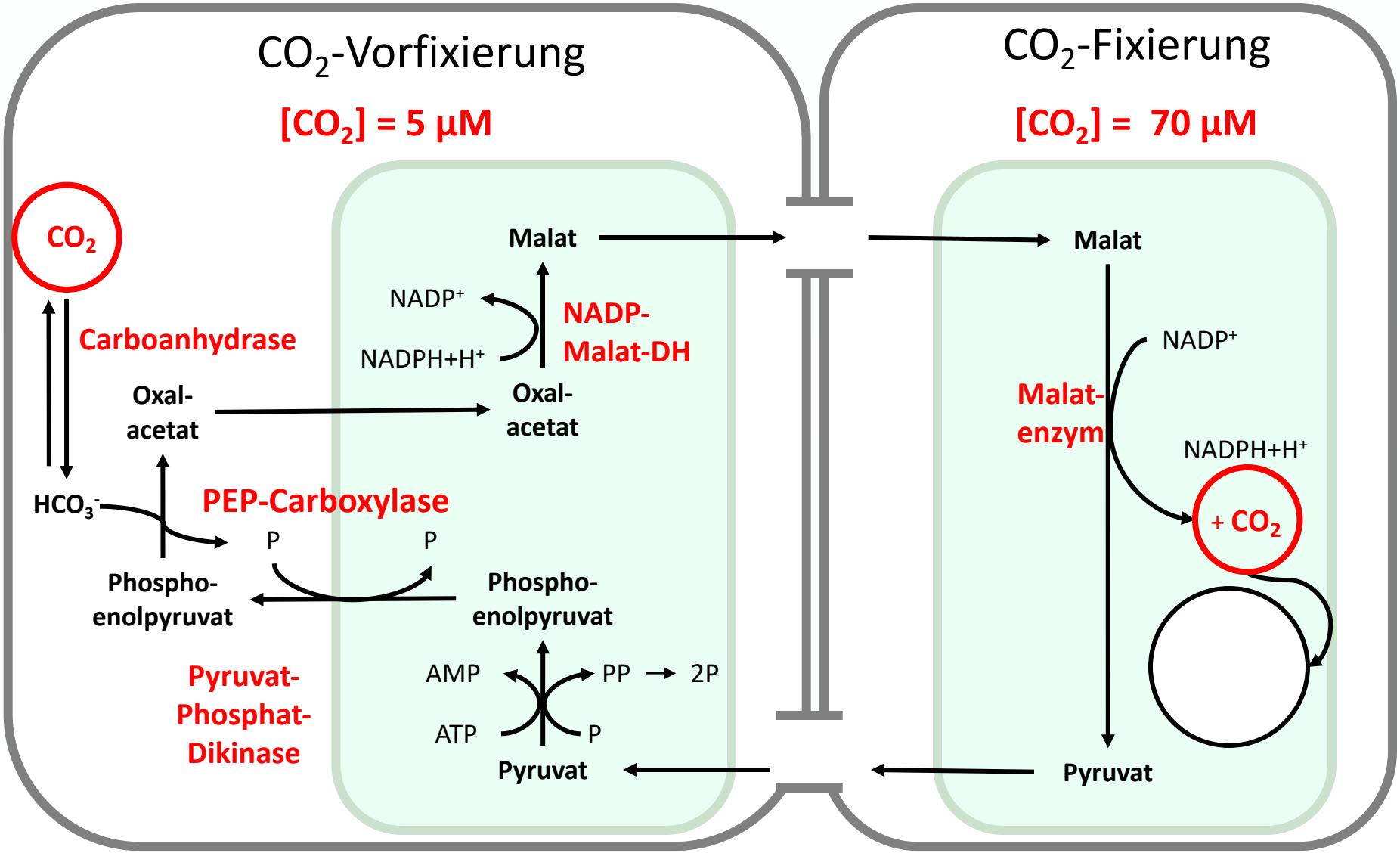
Transport der C4-Verbindung

Malat oder Aspartat werden vom „Ort der Vorfixierung“ an den „Ort der Fixierung durch RUBISCO“ transportiert und decarboxyliert.

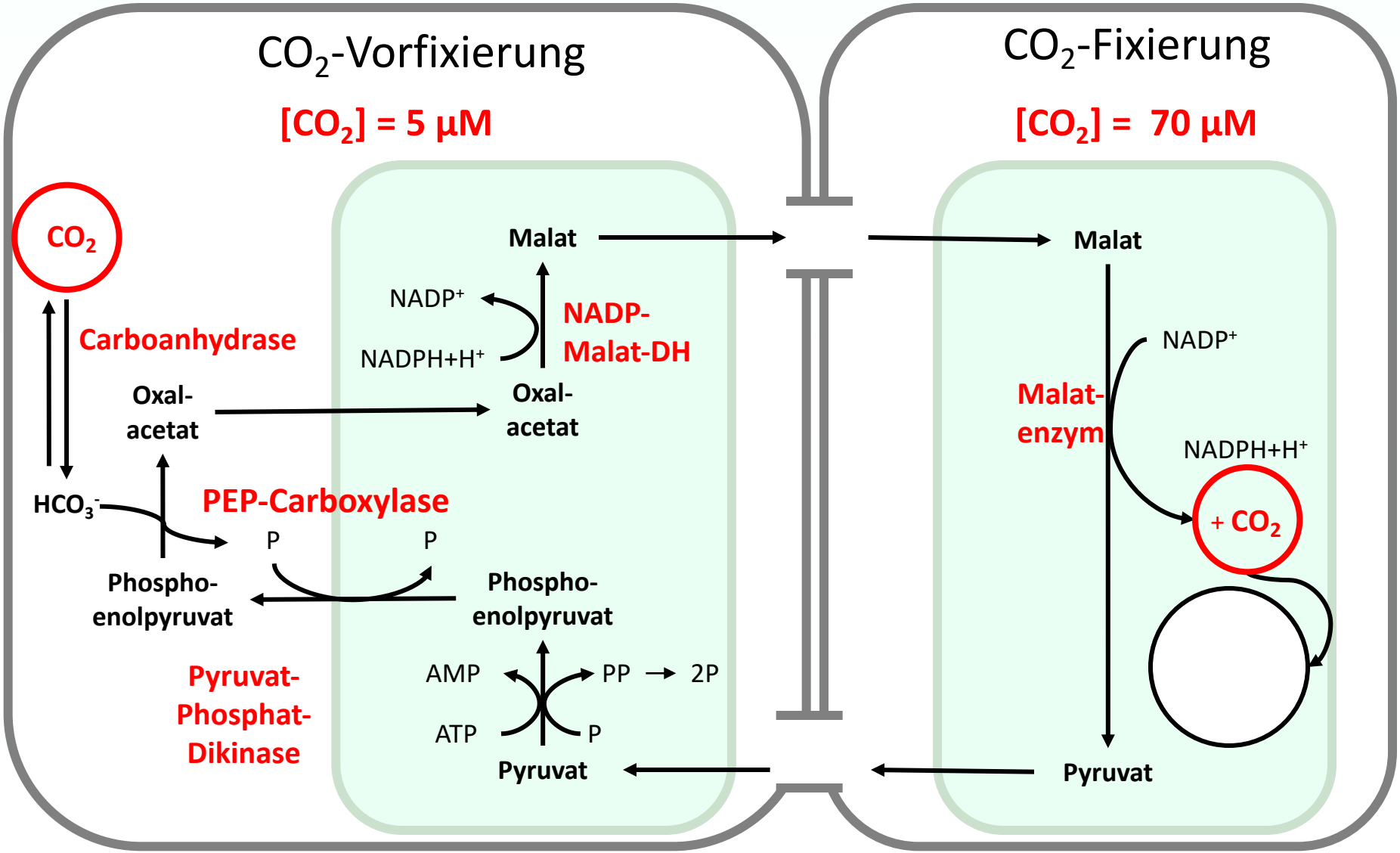
Es kommt bis zur 20-fachen Erhöhung der CO_2-Konzentration

CO_2 kann von RUBISCO besser und ohne Nebenreaktionen fixiert werden

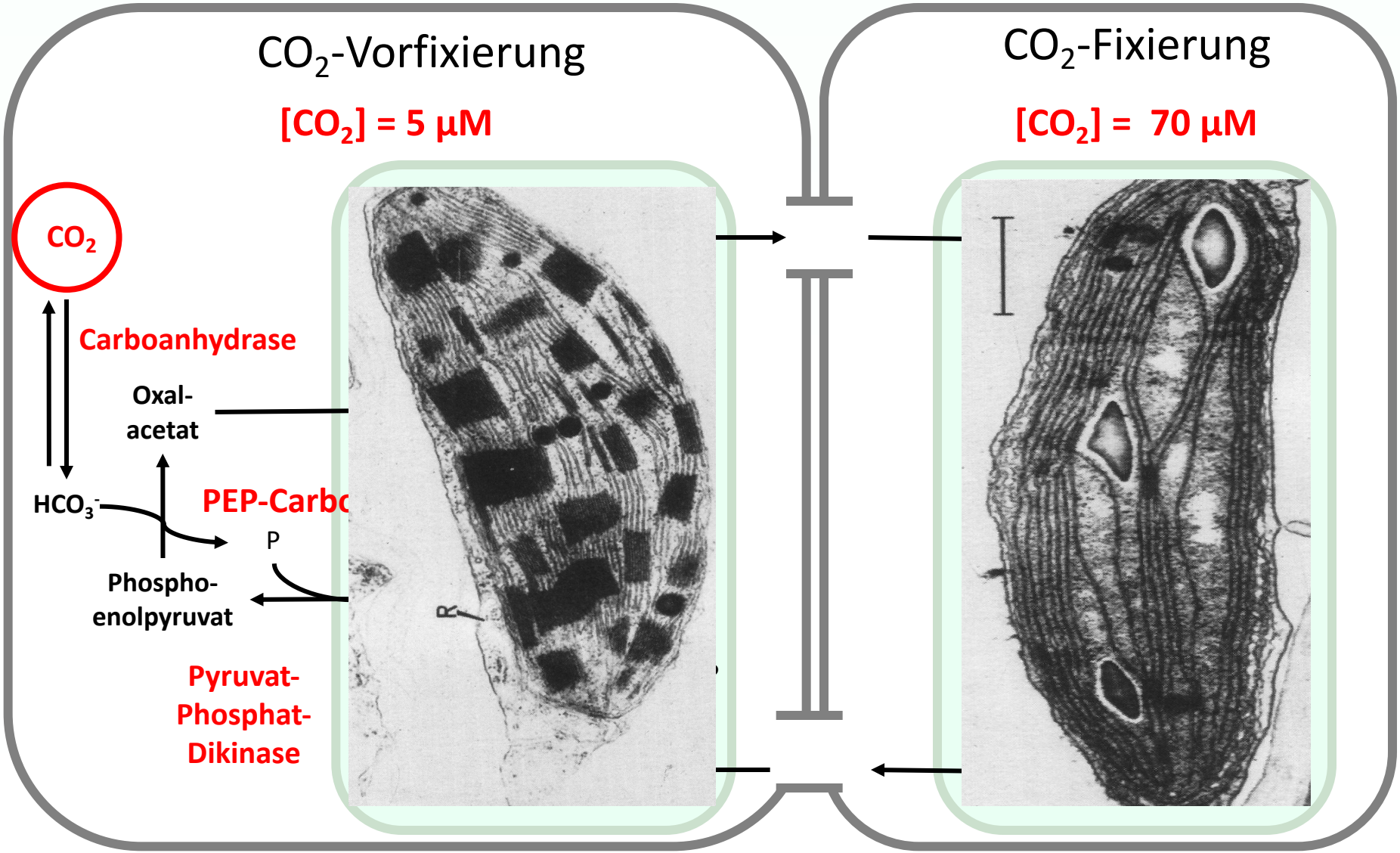
Die „CO_2-Pumpe“ (Hatch & Slack (1966))



Die „CO_2-Pumpe“ (Hatch & Slack (1966))

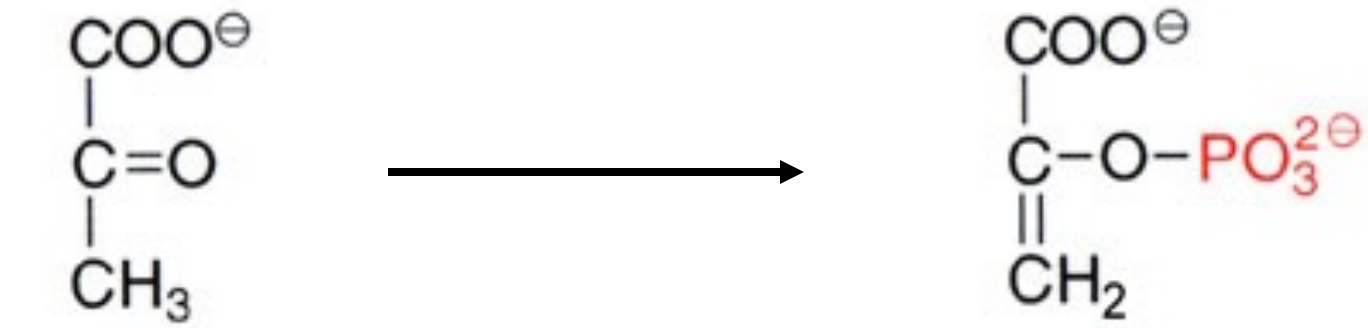


Die „CO_2-Pumpe“ (Hatch & Slack (1966))



Aus Pyruvat wird PEP recycelt

Aus Pyruvat wird wieder der CO_2-Akzeptor Phosphoenolpyruvat (PEP) gebildet

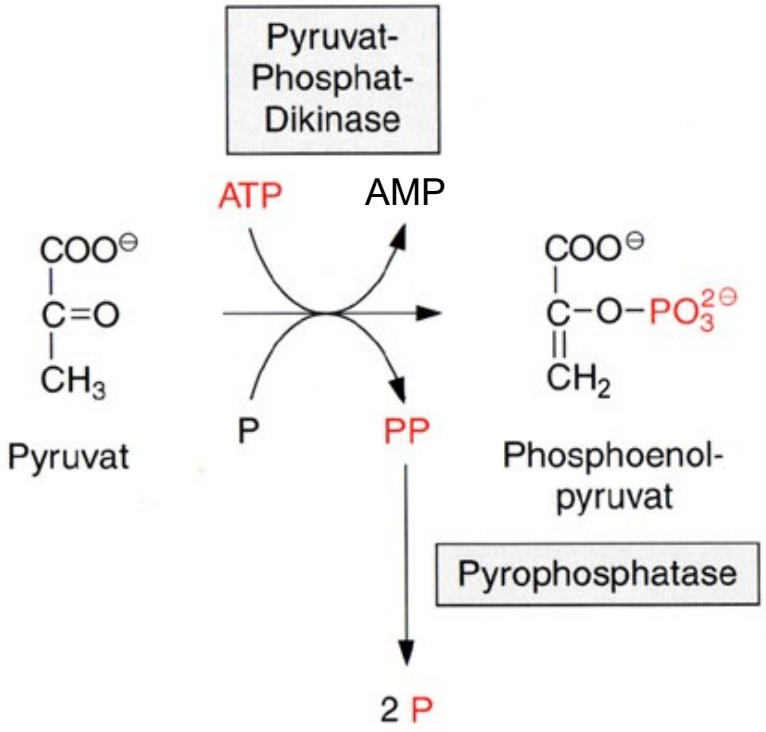


Pyruvat

Phosphoenol-pyruvat

Der C4-Stoffwechsel kostet 2 ATP/CO_2 !!!

Pyruvat-Phosphat-Dikinase

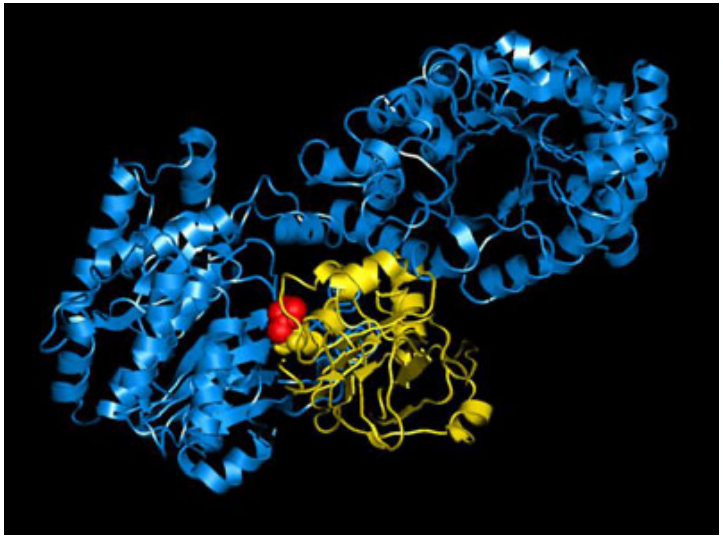


Reaktionsmechanismus:

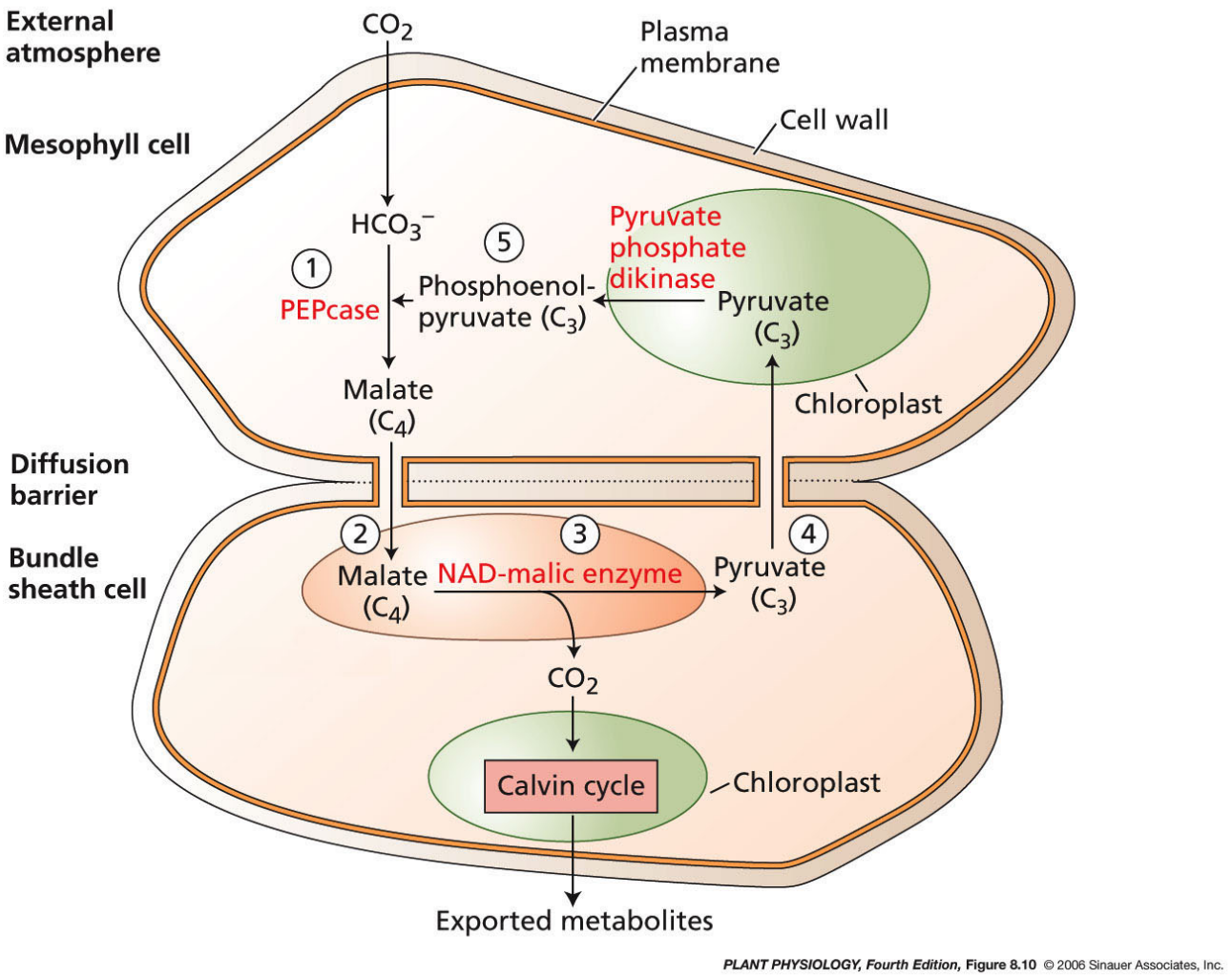
$$E\text{–}His + ATP + P \rightleftharpoons E\text{–}His\text{–}P + AMP + PP$$

$$E\text{–}His\text{–}P + Pyr \rightleftharpoons E\text{–}His + PEP$$

Pyruvat muss im Cytoplasma unter Verbrauch von 2 energiereichen Bindungen wieder in den CO_2-Akzeptor Phosphoenolpyruvat umgewandelt werden!



C4 Photosynthese: RÄUMLICHE Trennung von C-Fixierung und Calvin-Zyklus



PLANT PHYSIOLOGY, Fourth Edition, Figure 8.10 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

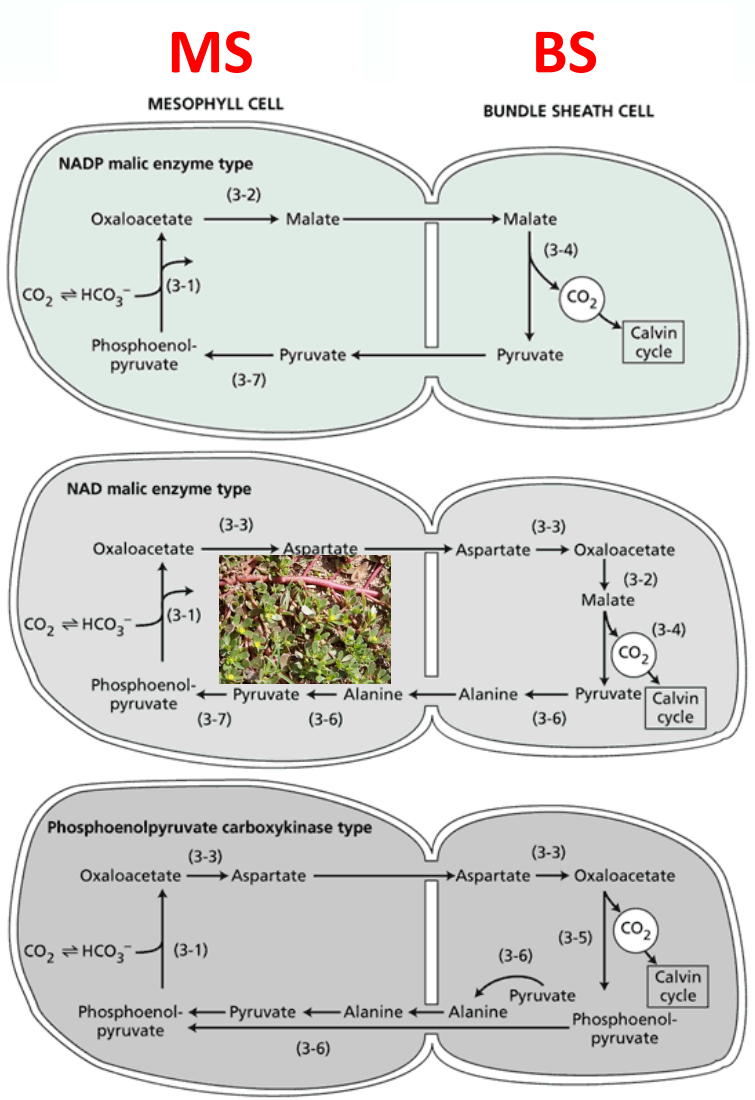
Transpirationskoeffizient: 200 bis 400!

C4-Variationen

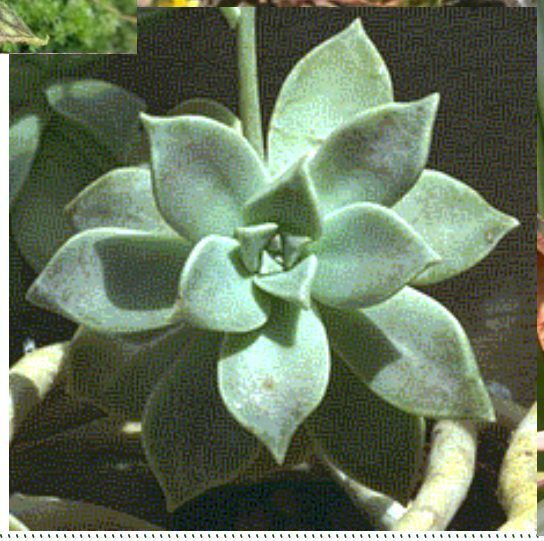
Mais, Zuckerrohr, Mohrenhirse (*Sorghum bicolor*)
CO_2-Fixierungsprodukt: Malat
Decarboxylierung: NADP-Malat-Enzym in **Chloroplasten**
Rücktransport in MS: Pyruvat

Portulak, rauhh. Fuchsschwanz
CO_2-Fixierungsprodukt: Aspartat
Decarboxylierung: NAD-Malat-Enzym in **Mitochondrien**
Rücktransport in MS: Alanin/Pyruvat

Hirse (*Panicum maximum*)
CO_2-Fixierungsprodukt: Aspartat
PEP-Carboxykinase im **Cytosol**
Rücktransport in MS: PEP/Alanin



Crassulaceae



Crassulacean Acid Metabolism (CAM)

engl. *Crassulacean Acid Metabolism* (CAM)

(dt. Crassulaceen Säure Metabolismus)

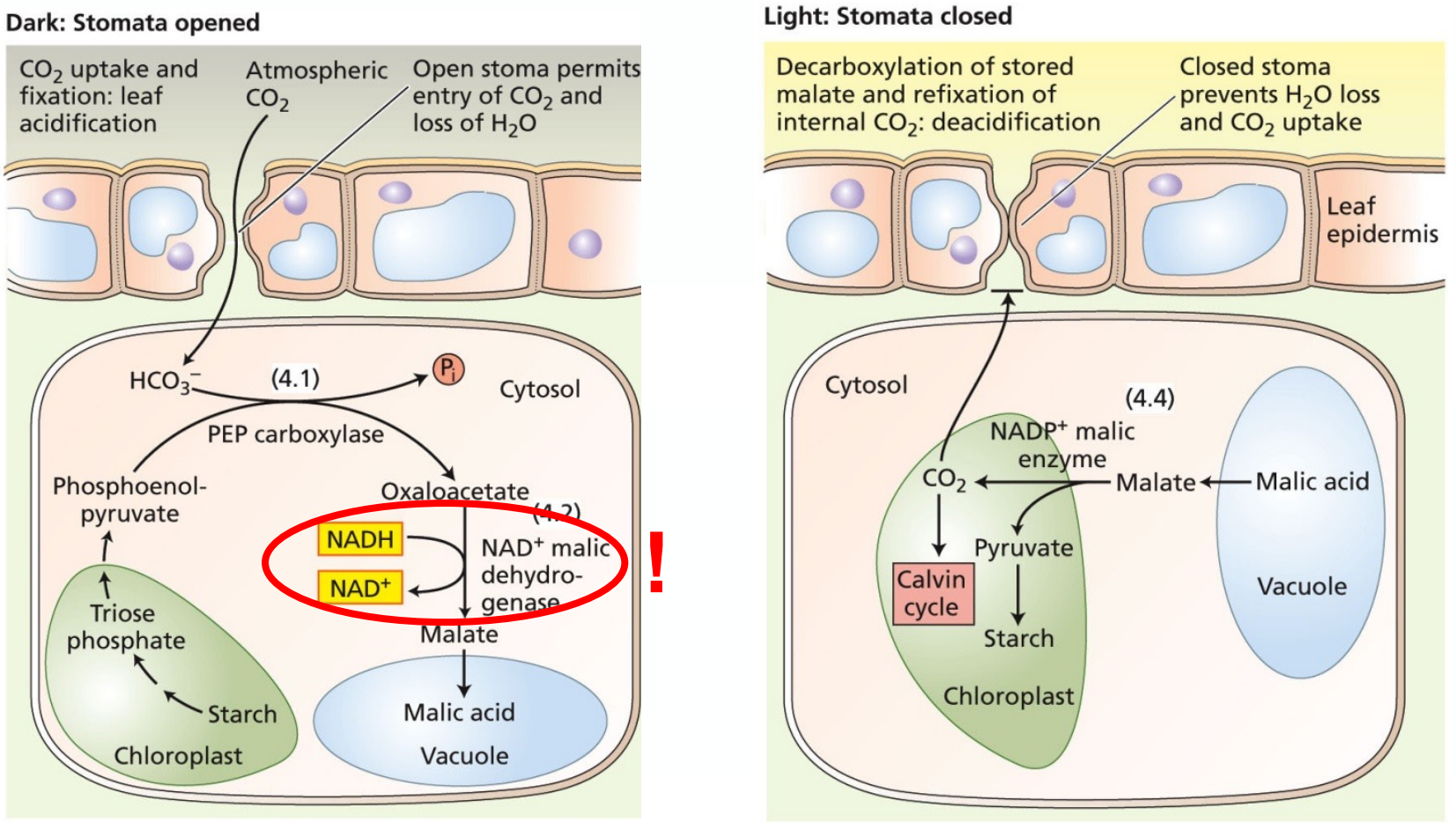
erfolgt ebenfalls eine Vorfixierung des CO_2 als Malat !!!

aber

Vorfixierung und Fixierung sind
nicht räumlich getrennt
sondern zeitlich

CO_2-Fixierung bei CAM-Pflanzen

Der diurnale Säurerhythmus



Transpirationskoeffizient: 50 bis 200!!!!!!!

Vorteil der CAM-Photosynthese

Erstens:

Reduktion der Photorespiration

Zweitens:

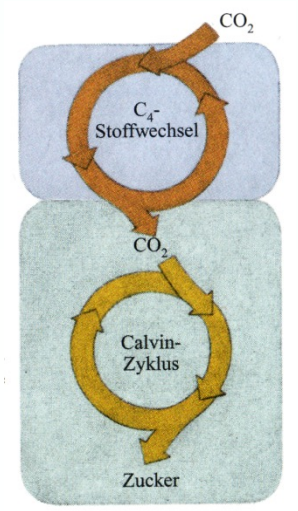
Die Schließzellen müssen nur nachts geöffnet sein und können tagsüber geschlossen bleiben

Vergleich der CAM und C4 Photosynthese

C4-Photosynthese

Mesophyll-zelle

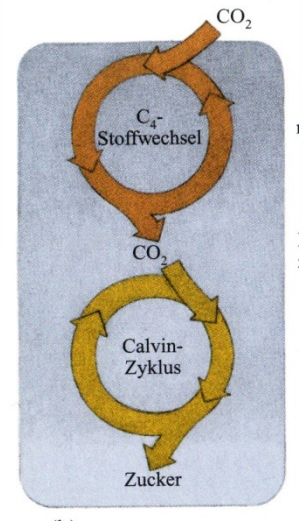
Bündel-scheiden-zelle



Phase 1: Fixierung von CO_2 und Bildung von C4-Säuren

Phase 2: Freisetzung von CO_2 zur Verwendung im Calvin-Zyklus

CAM-Photosynthese



nachts

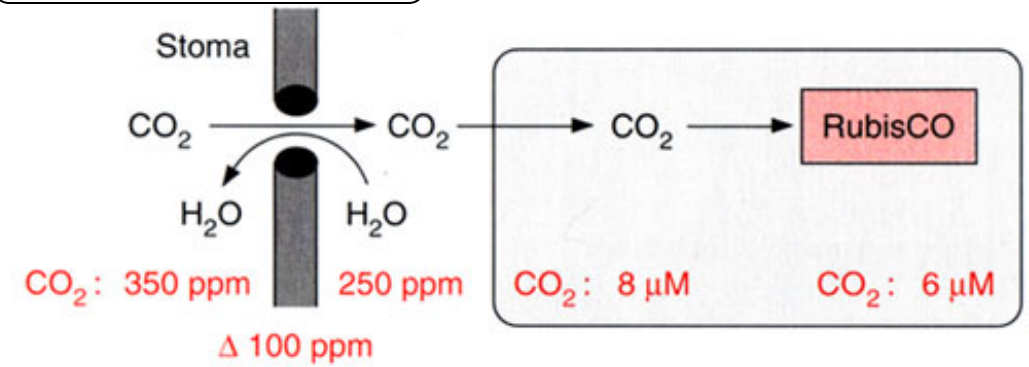
Mesophyll-zelle

tags

Das Grundprinzip einer CO_2-Vorfixierung ist in beiden Fällen gleich, jedoch betreiben die C4-Pflanzen eine räumliche Trennung zur Photosynthese und die CAM-Pflanzen eine zeitliche Trennung zur Photosynthese !!!

Wassernutzungseffizienz

C3-Pflanze

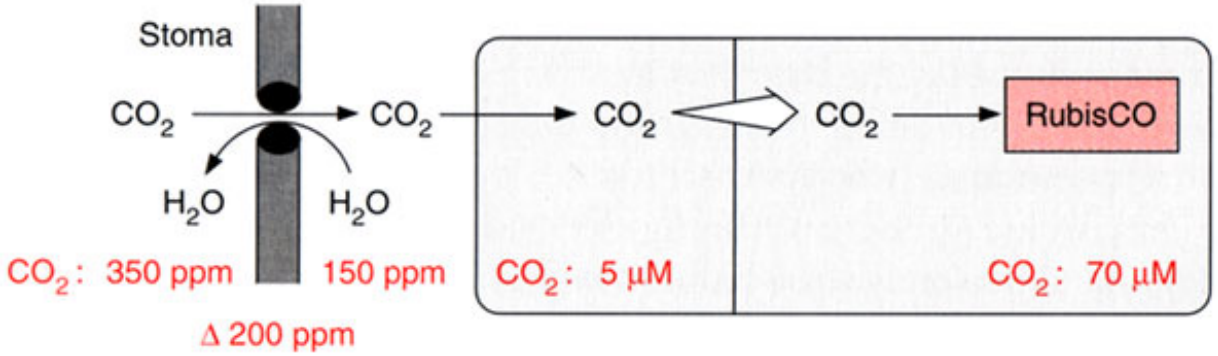


Assimilationsbedarf

$$\frac{\text{mol Wasser verbraucht}}{\text{mol } CO_2 \text{ fixiert}}$$

750

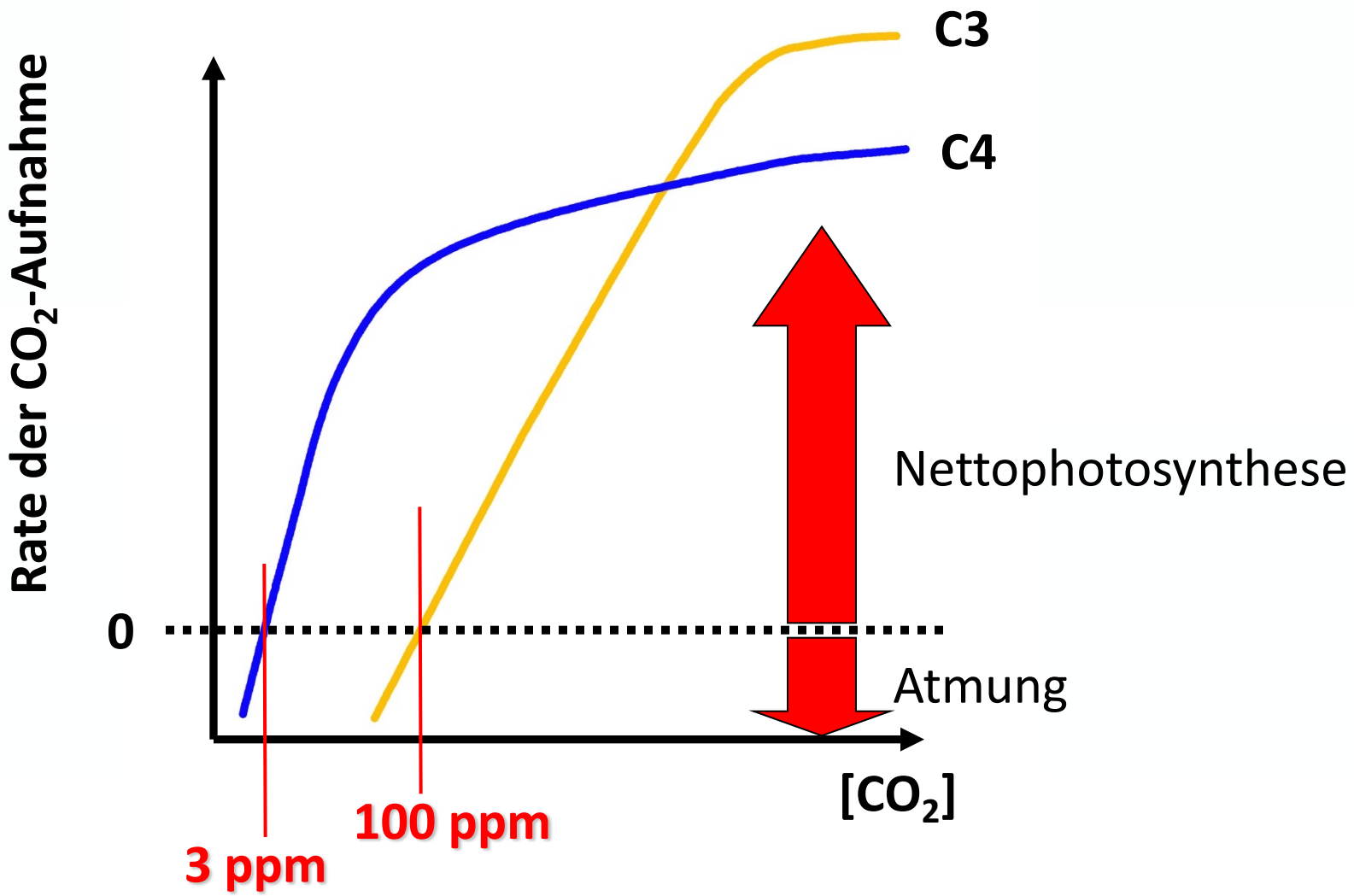
C4-Pflanze



50-400

Ein Vergleich des H_2O-Verbrauchs bei C3- und C4-Pflanzen

Der CO_2-Kompensationspunkt



Der CO_2-Kompensationspunkt

Der CO_2 - Kompensationspunkt beschreibt den Zustand eines Blattes, bei dem die photosynthetische CO_2 - Fixierung und die (photo)respiratorische CO_2 - Produktion genau im Gleichgewicht stehen. Es findet also keine Netto - CO_2 - Fixierung statt !!!

Wenn eine Pflanze in einer abgeschlossenen Kammer beleuchtet wird, so sinkt durch die Photosynthese die CO_2 - Konzentration und die O_2 - Konzentration steigt. Wenn der Kompensationspunkt erreicht ist, halten sich CO_2 - Fixierung und Produktion die Waage !

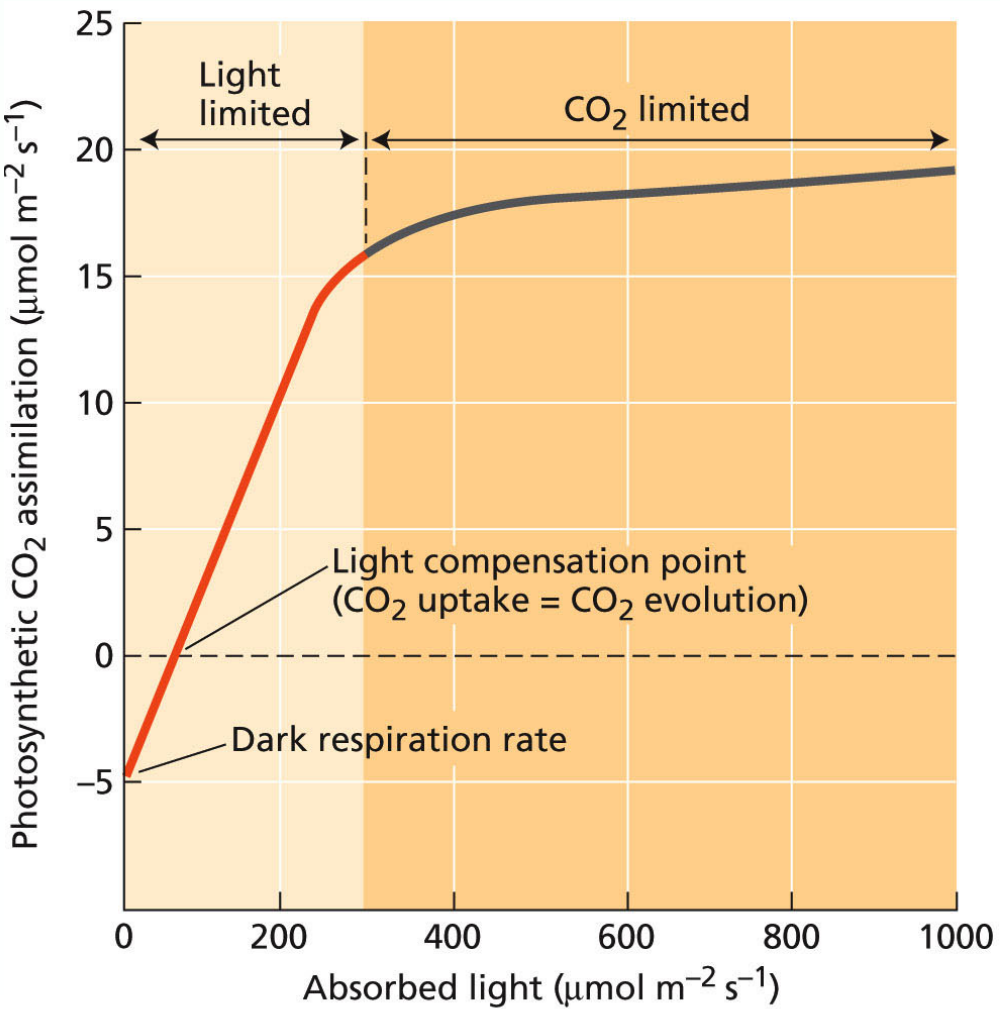
CO_2 - Kompensationspunkte:

C3 - Pflanzen 35 - 100 ppm

C4 - Pflanzen < 5 ppm

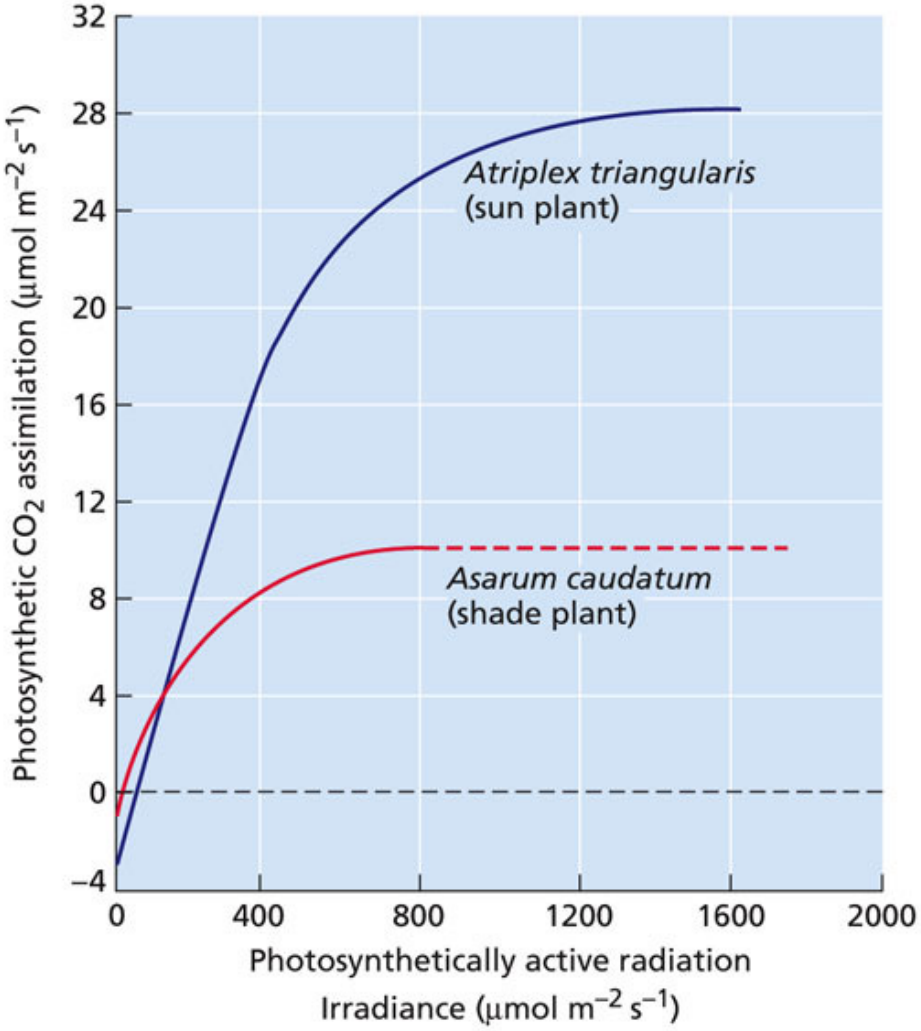
!!!!! Nicht verwechseln mit dem Licht-Kompensationspunkt !!!!!

Der Lichtkompensationspunkt



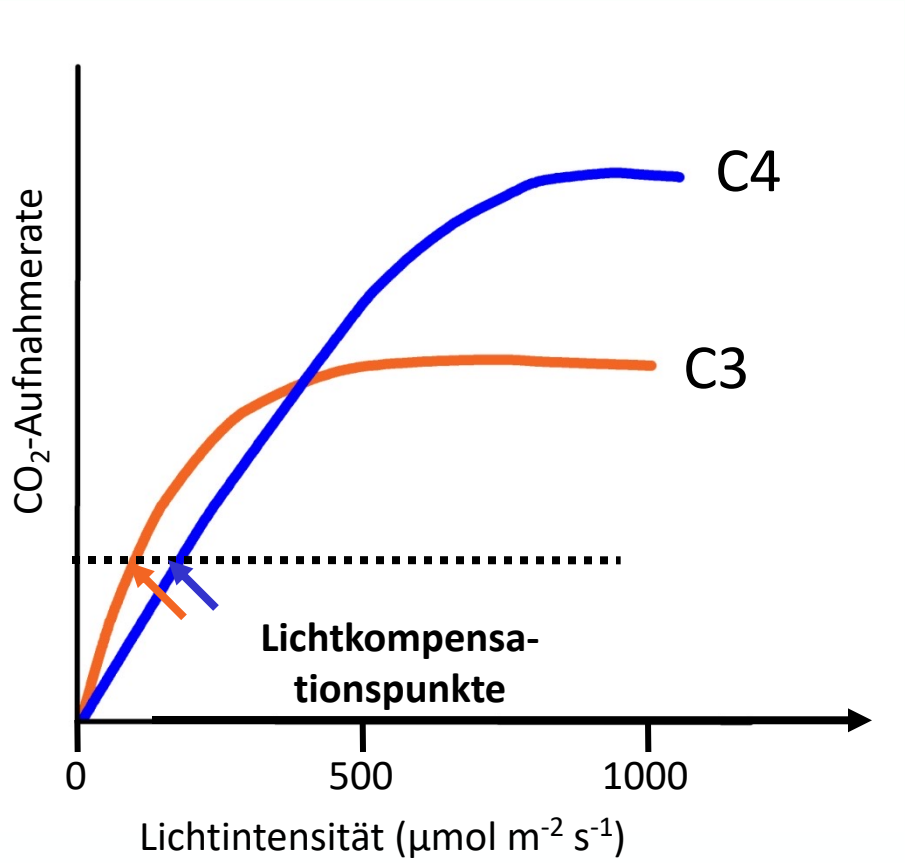
Gesetz des limitierenden Faktors!

Der Lichtkompensationspunkt



PLANT PHYSIOLOGY, Fourth Edition, **Figure 9.8** © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Die Lichtsättigung

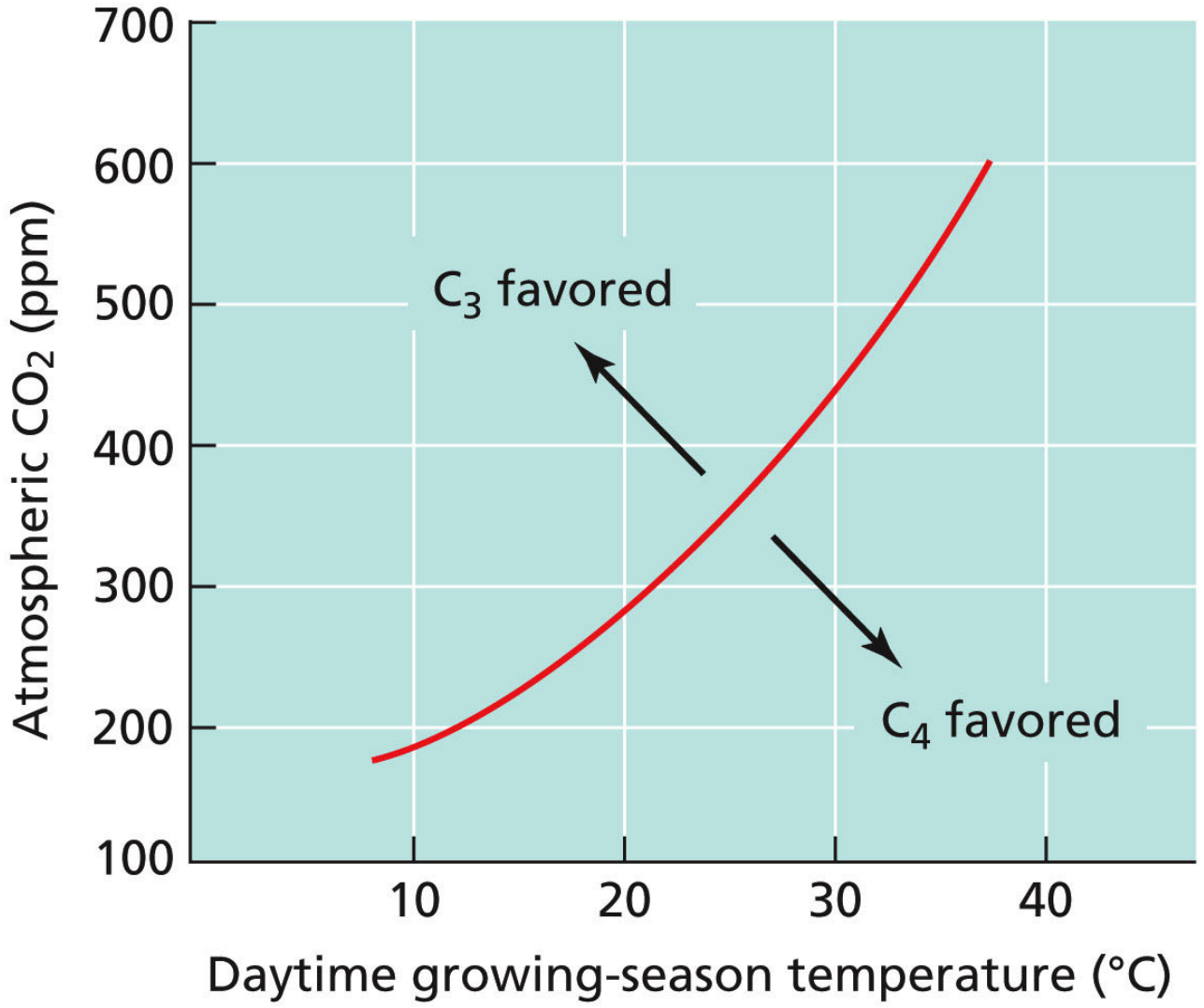


CO_2- und Licht-Kompensationspunkt

- Der CO_2-Kompensationspunkt zeigt die Balance zwischen Photosynthese und Respiration als eine Funktion der CO_2 Konzentration.

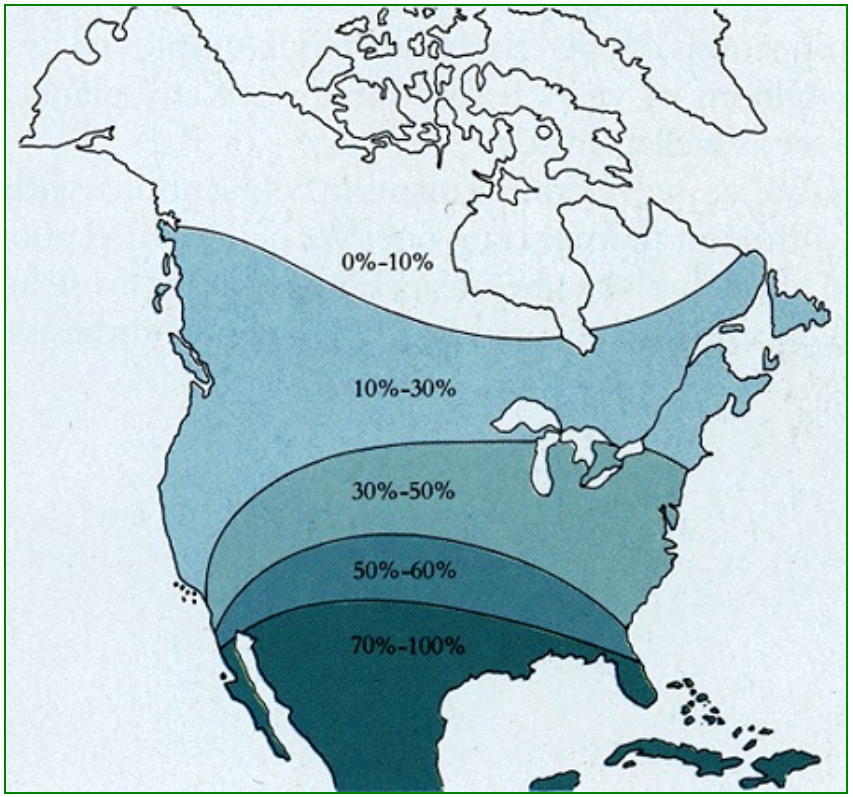
- Der Lichtkompensationspunkt zeigt die Balance zwischen Photosynthese und Respiration als eine Funktion des Photonenfluxes bei konstanter O_2-Konzentration.

Ökologische Überlegungen



PLANT PHYSIOLOGY, Fourth Edition, **Figure 9.23** © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Verbreitung von C4-Pflanzen



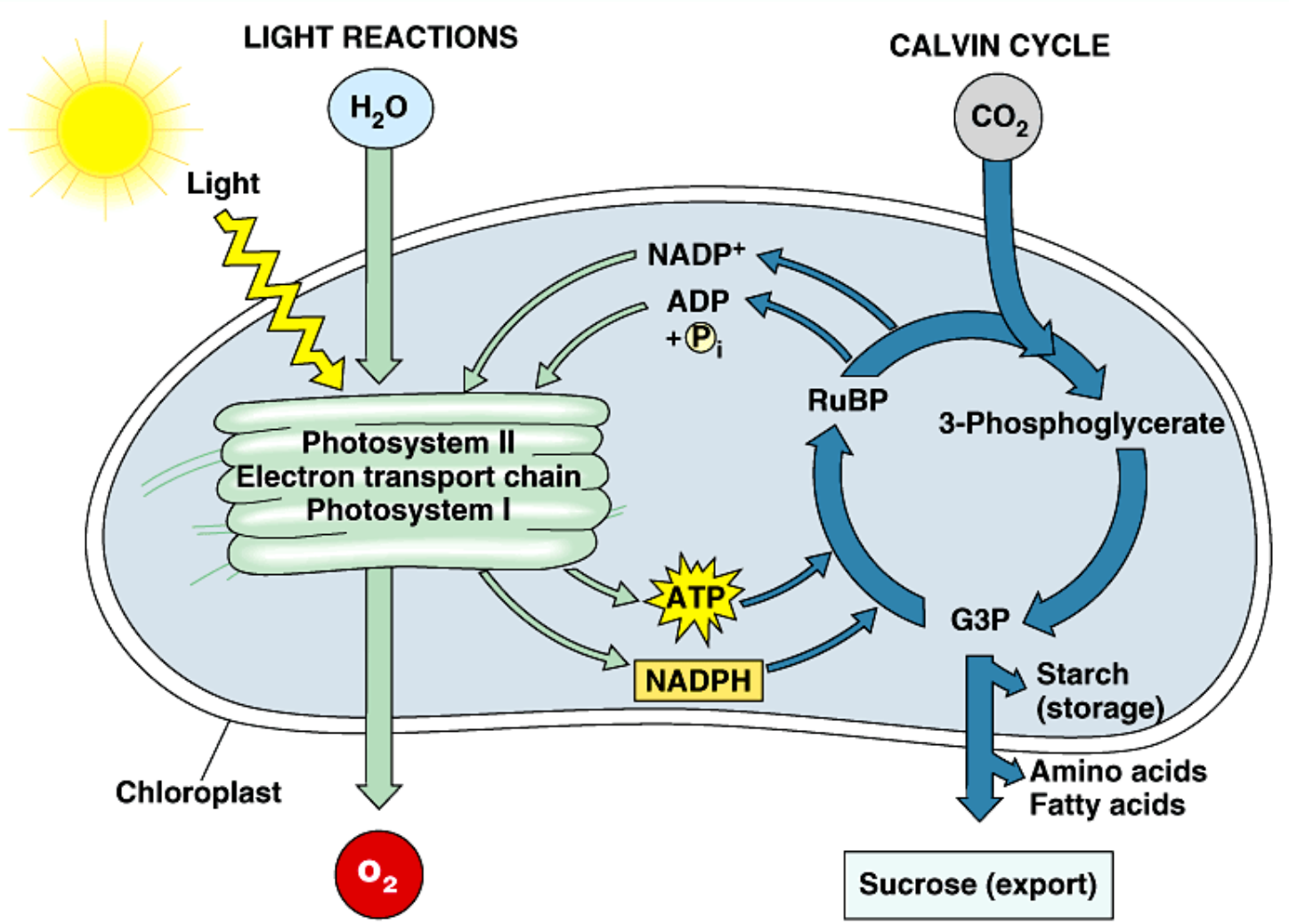
Anteil an C4-Pflanzen an der gesamten Flora von Nordamerika in %

C4-Pflanzen kommen vermehrt in trockeneren und heißeren Gegenden vor

Vergleich von C3- und C4-Photosynthese

	C3-Pflanzen	*C4-Pflanzen*
Lichtsättigung	**100-1000 µE/m^2/s**	**>1500 µE/m^2/s**
CO_2-Komp.-punkt	**35 - 100 ppm**	**< 5 ppm**
Photorespiration	bis 50% der Bruttosyntheseleistung	sehr gering
Blattanatomie	Schichttyp	meist Kranztyp
Temperaturoptimum	10-25 °C	30-40 °C
Vorkommen	Humides, gemäßigtes Habitat	Trockenes, heißeres Habitat
Heißes Klima (30-40°C)	Stomata müssen öffnen, um CO_2-Partialdruck zu halten **⇒ Wasserverlust durch Evaporation** **⇒ Energieverlust durch Photorespiration**	Stomata sind nur wenig geöffnet, da PEP-Cx hohe HCO_3^--Affinität **⇒ geringe Wasserverdunstung bei fast geschlossenen Stomata** **⇒ Geringe Photorespiration**
Gemäßigtes Klima (10-25°C)	**⇒ Höhere CO_2-Fixierungsleistung bei geringeren Lichtintensitäten**	**⇒ Energieverlust durch PEP-Regeneration**

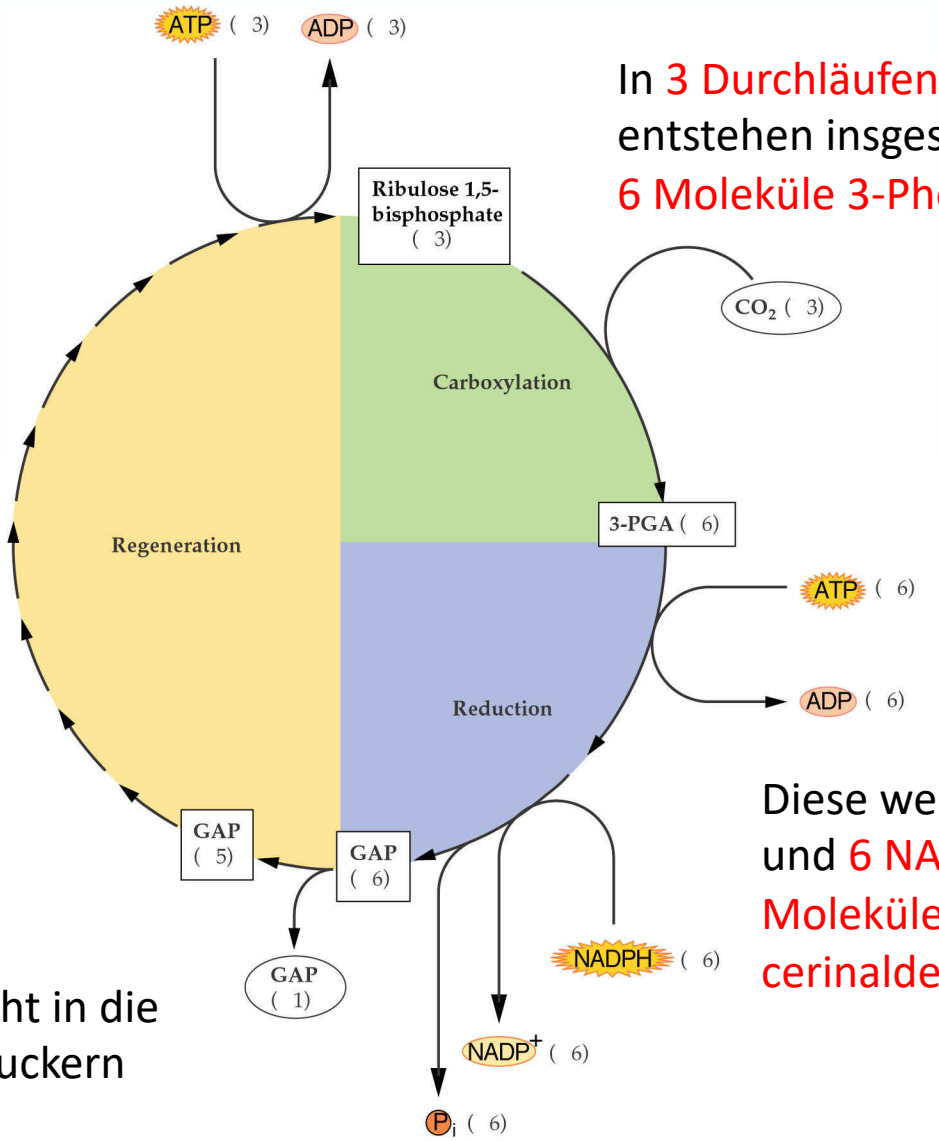
Was passiert mit dem Nettogewinn?



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Calvin-Zyklus: Die Regeneration

5 Moleküle 3-Phospho-glycerinaldehyd werden mit 3 ATP zu 3 Molekülen RuBP recycelt!

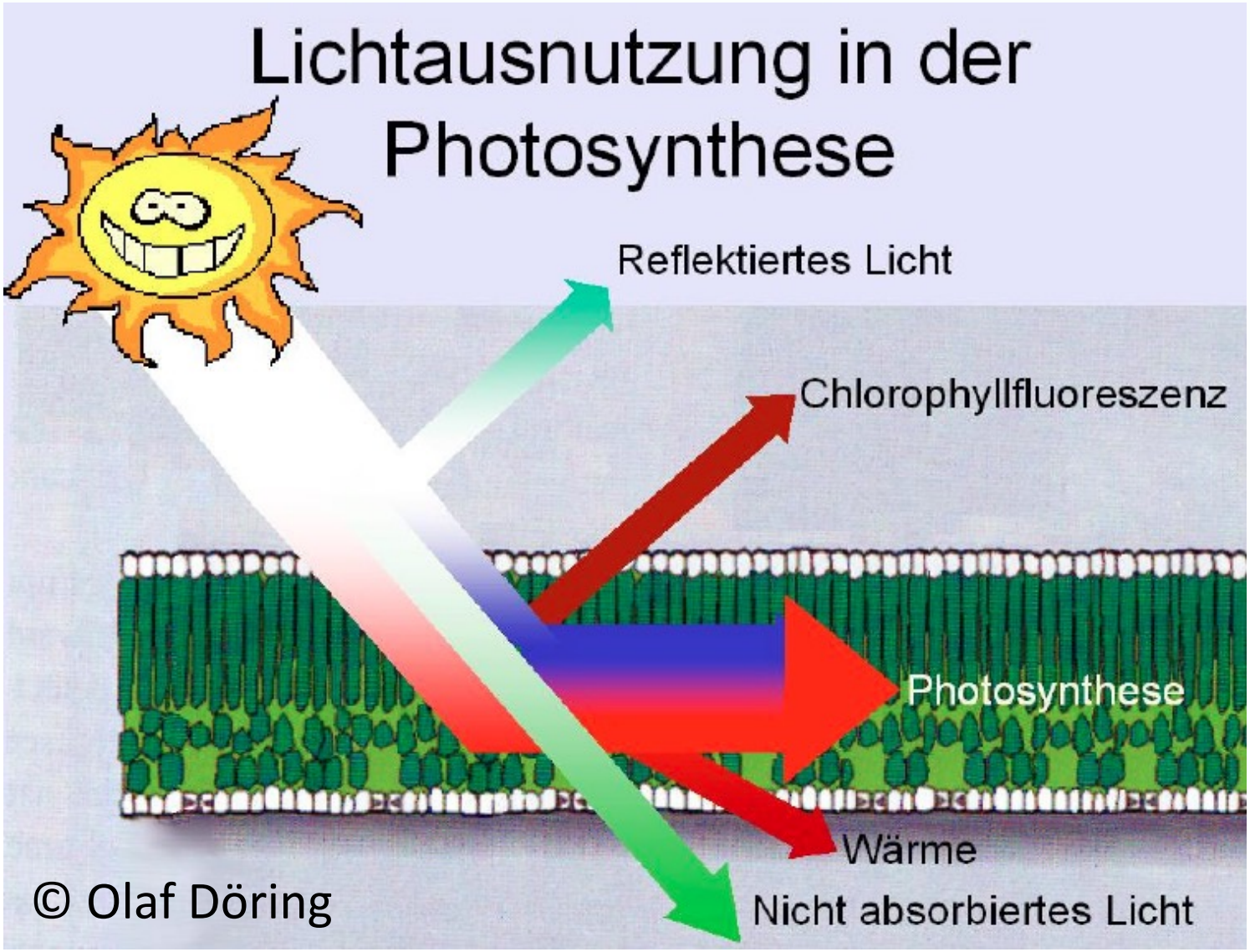


In 3 Durchläufen des Calvin-Zyklus entstehen insgesamt 6 Moleküle 3-Phosphoglycerat

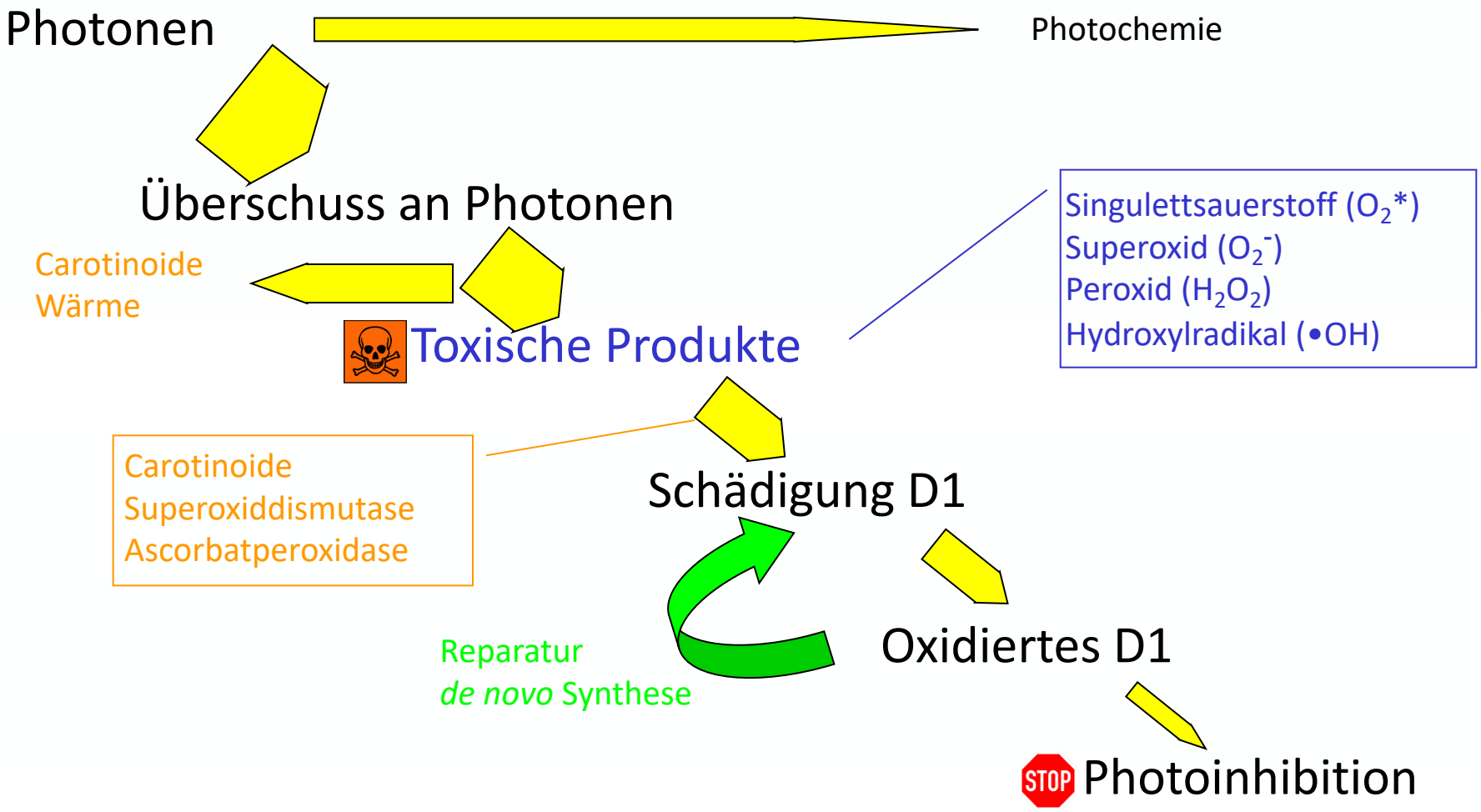
Diese werden mit 6 ATP und 6 NADPH + H^+ zu 6 Molekülen 3-Phosphogly-cerinaldehyd umgebaut

Nur eines davon geht in die Neusynthese von Zuckern

Die Photosynthese - Zusammenfassung



Zuviel des Guten....

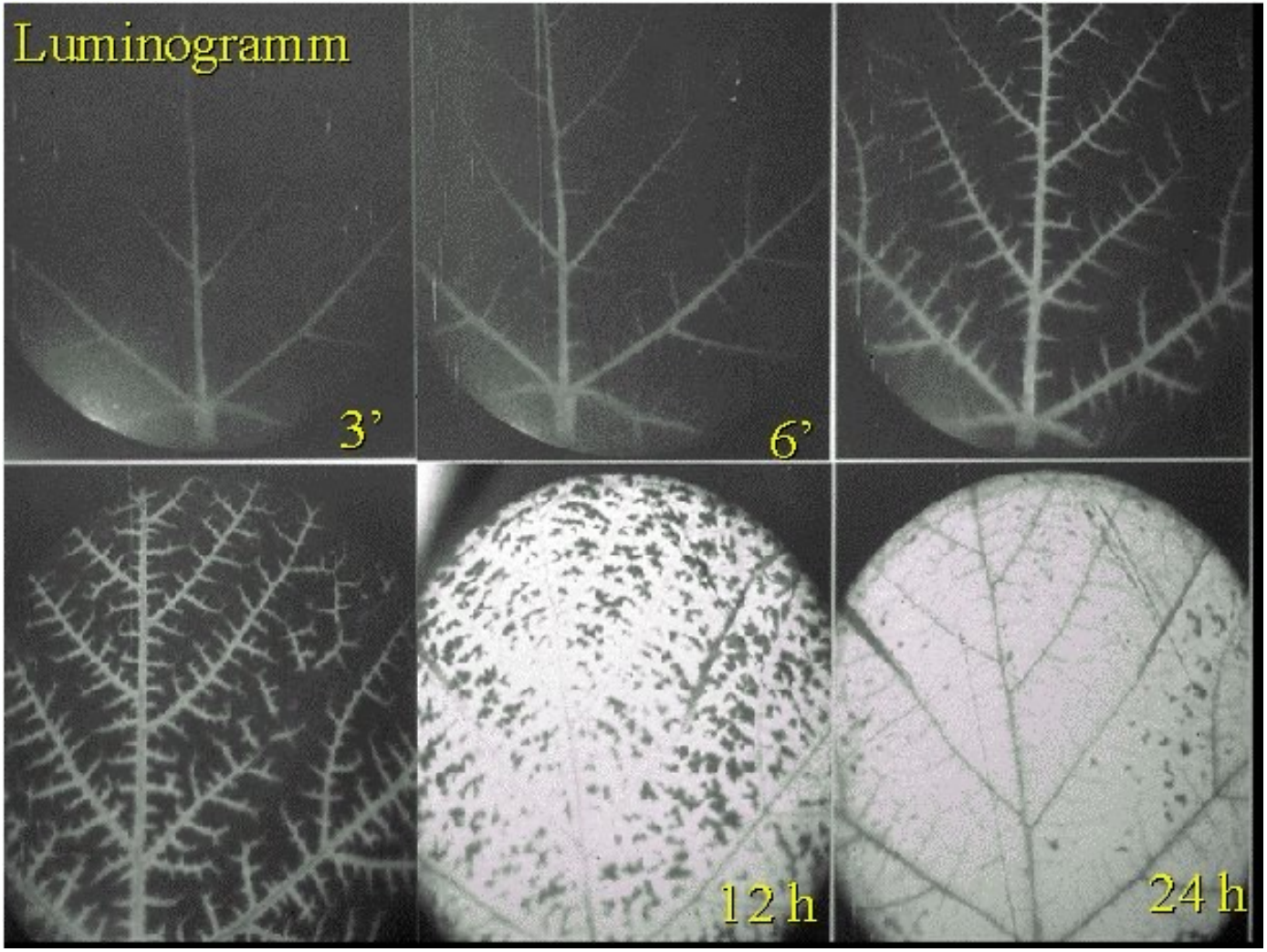


Zuviel des Guten….

...kann teilweise als Chlorophyllfluoreszenz abgegeben werden.

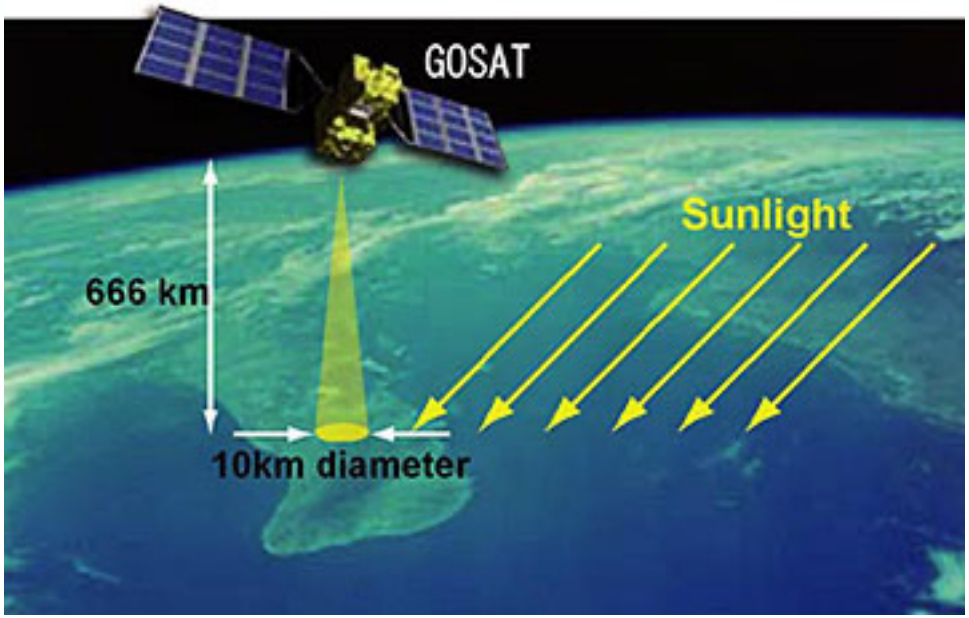
Chlorophyllfluoreszenz ist ein Maß dafür, dass einiges des absorbierten Lichts nicht verwertet werden kann!

Eindringen eines Herbizids in ein Blatt



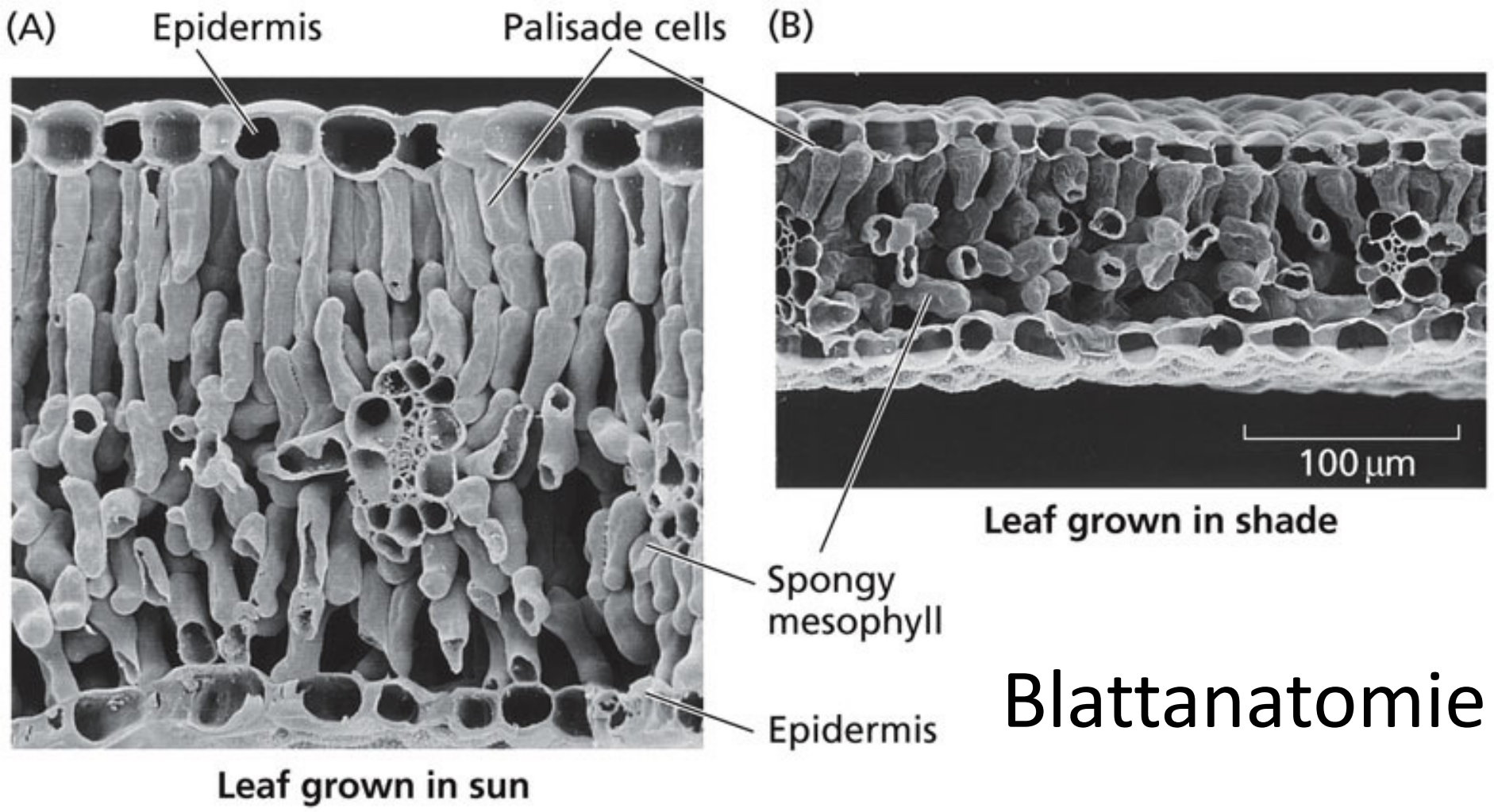
Universität Hohenheim

Messung der Chl-Fluoreszenz aus grosser Distanz



GOSAT (Greenhouse Gases Observation Satellite)

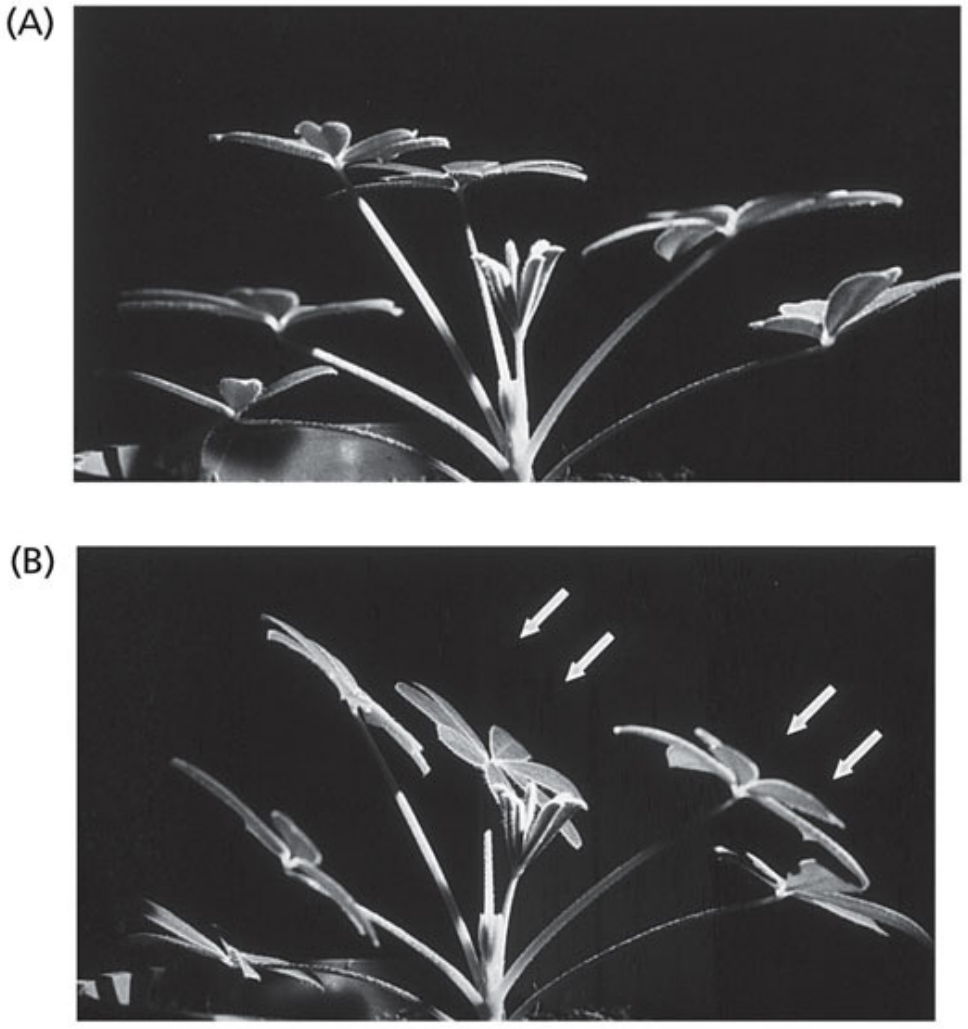
Adaptationen an Lichtintensitäten



Blattanatomie

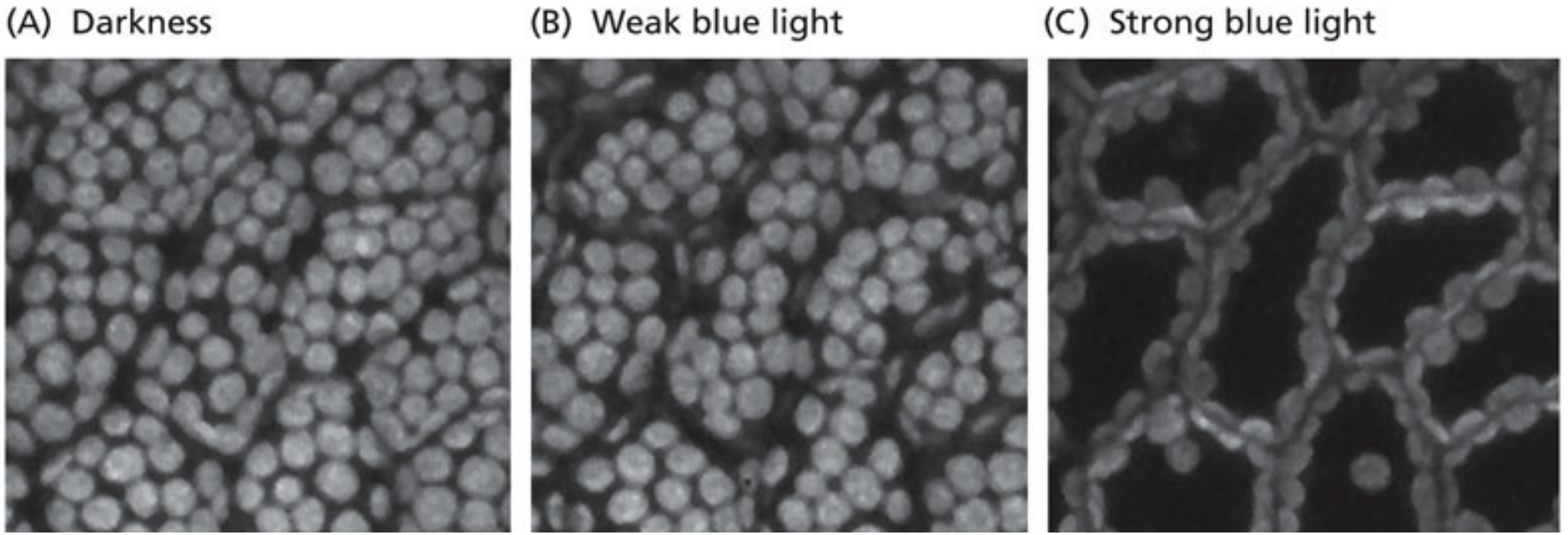
Adaptationen an Lichtintensitäten

Solar Tracking



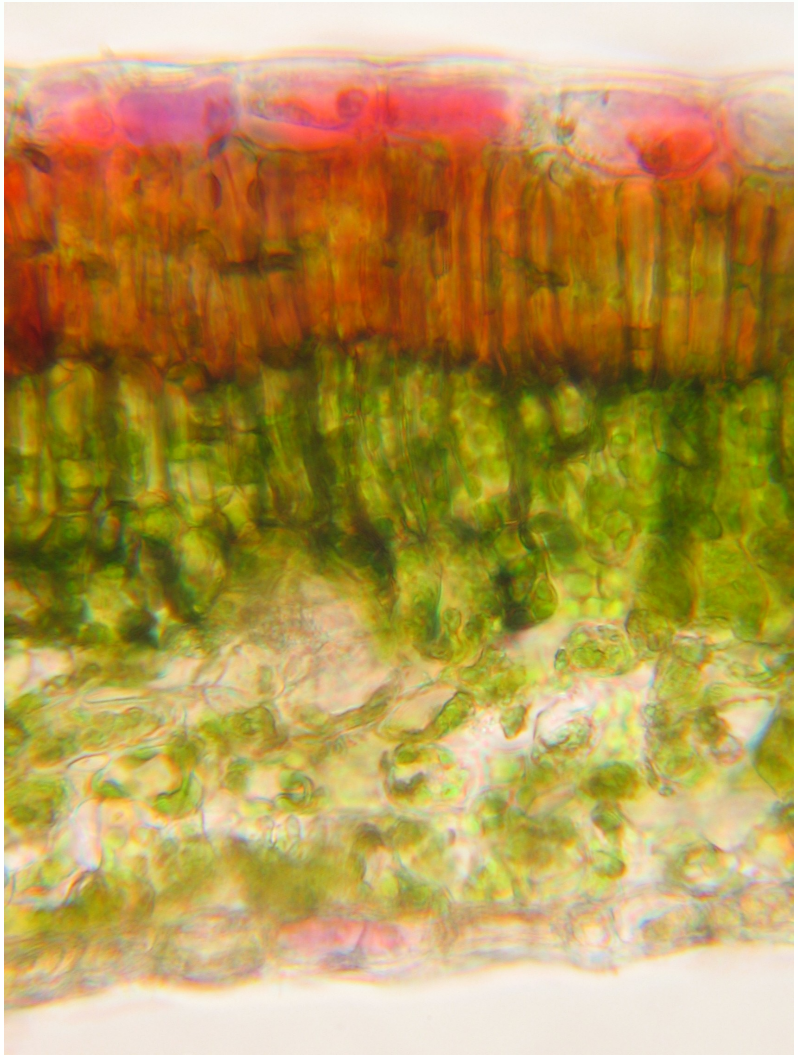
PLANT PHYSIOLOGY, Fourth Edition, Figure 9.6 © 2006 Sinauer Associates, Inc.

Adaptationen an Lichtintensitäten



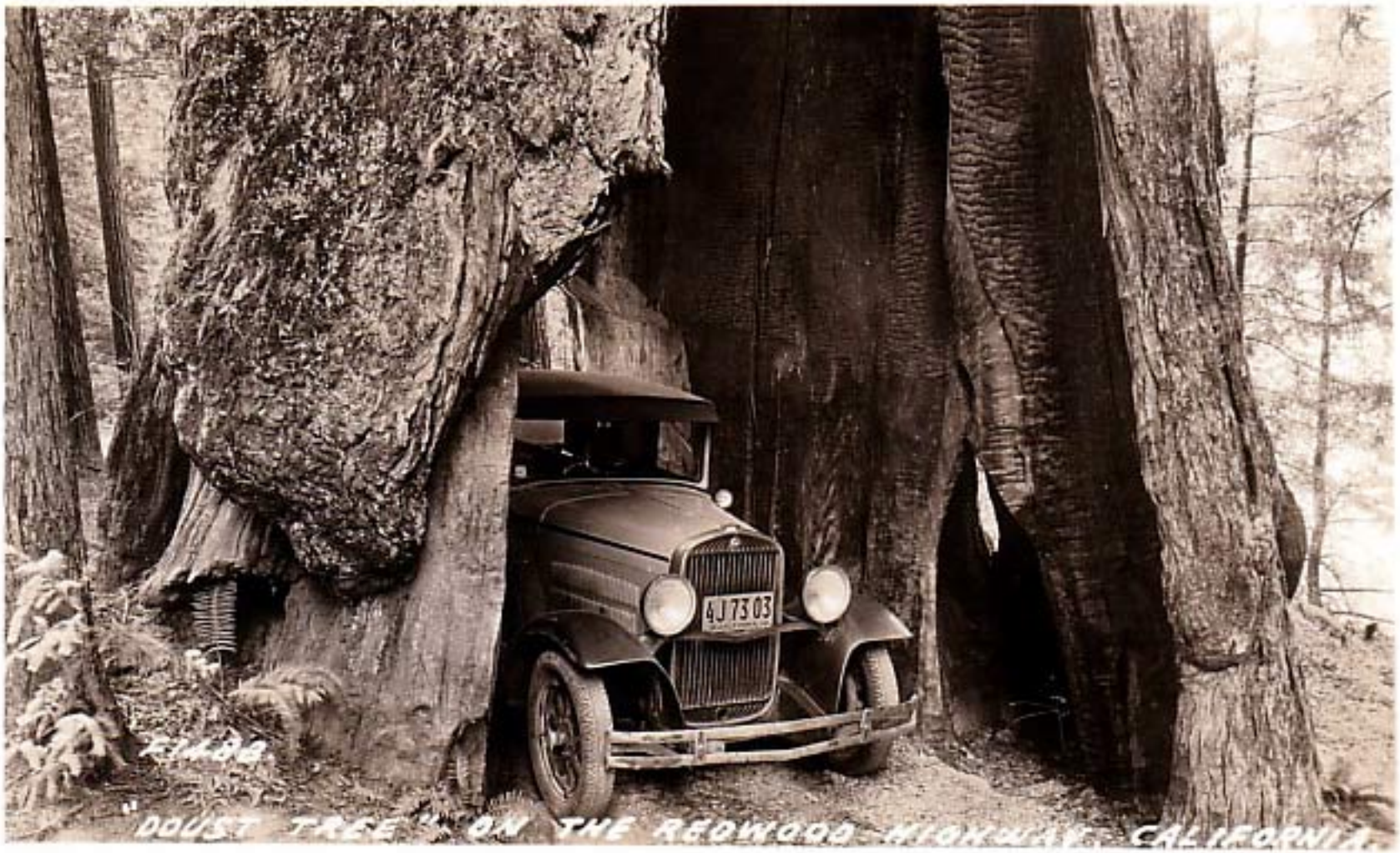
Chloroplastenbewegung

Adaptationen an Lichtintensitäten

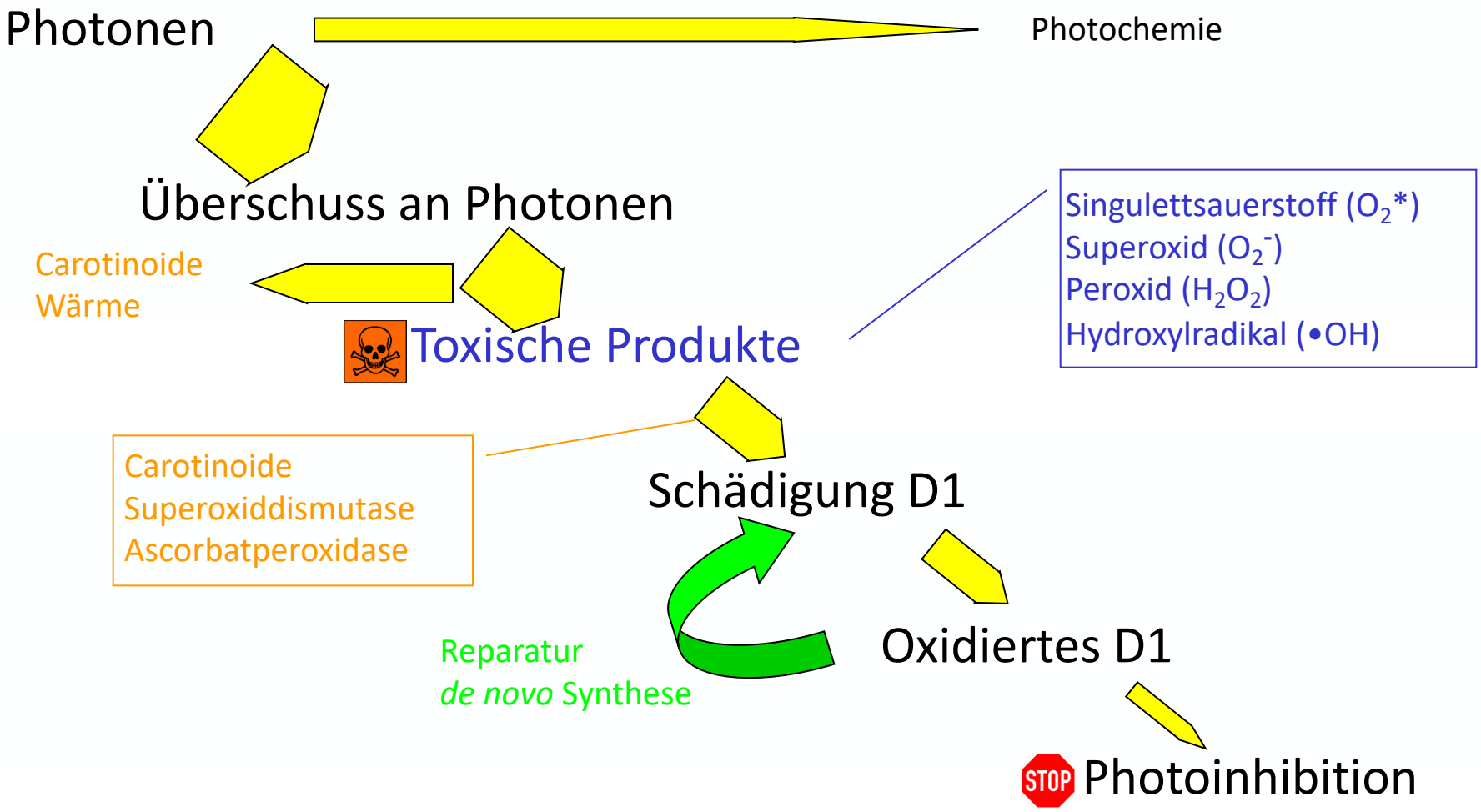


Lichtschutz durch Anthocyane

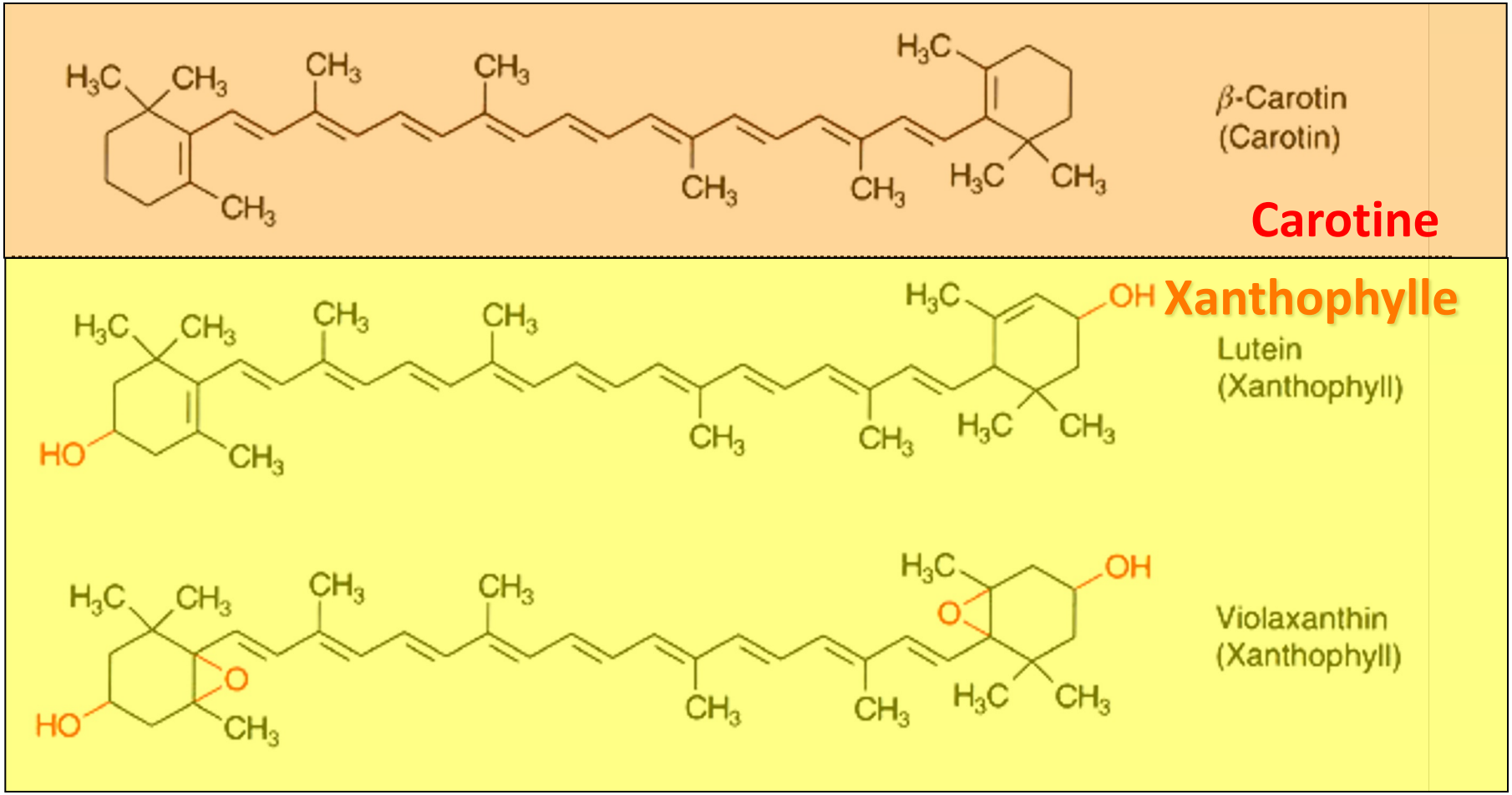
Einführung in die Pflanzenphysiologie



Zuviel des Guten....



Carotinoide



Akzessorische Pigmente

SCHUTZFUNKTION

Schutzfunktion der Carotinoide ist essentiell

Mutanten, die keine Carotinoide synthetisieren können, sind in Gegenwart von Licht und O_2 nicht lebensfähig!

Inhibitoren der Carotin-biosynthese werden als Herbizide eingesetzt!